

Zur Entwicklung des Hechtes

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

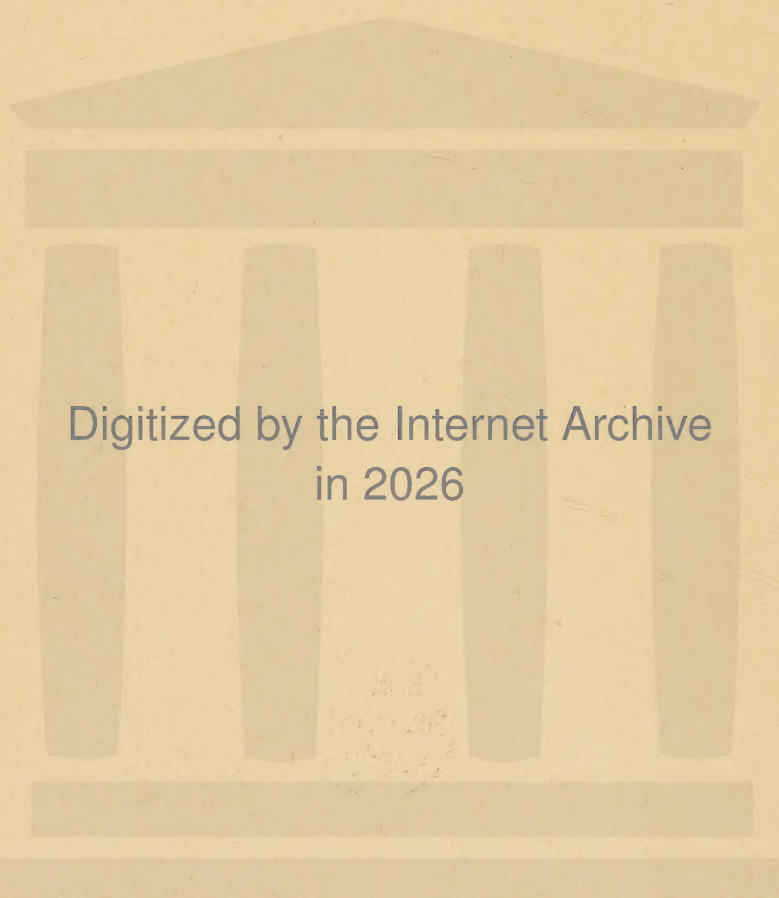
Margarethe GIHR

aus Konstanz a. Bodensee (Deutschland)

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1957



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548804_0002

Zur Entwicklung des Hechtes

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Margarethe GIHR

aus Konstanz a. Bodensee (Deutschland)



GENÈVE
IMPRIMERIE A. KUNDIG
1957

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaft-
lichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren R. Geigy und A. Portmann.

Basel, den 5. Februar 1957.

Der Dekan: W. BECKER.

Zur Entwicklung des Hechtes

von

Margarethe GIHR

aus Konstanz a. Bodensee (Deutschland)

Mit 63 Textfiguren

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	356
Allgemeiner Teil:	
Material und Technik	356
a) Beschaffung und Aufzucht des Untersuchungsmaterials	356
b) Technik zur Durchführung der morpholog. und anatomisch-histologischen Untersuchungen	361
1) Morphologie	361
2) Anatomie und Histologie	361
c) Messtechnik	362
Spezieller Teil:	
I. Morphologie der Embryonalphase	368
1) Äussere Charakterisierung der Stadien A—K	369
2) Anatomisch-histologische Beschreibung der Stadien A—K	373
3) Das Verhalten des Embryo	392
II. Morphologie der Postembryonalphase	397
A. Anheftungsphase	397
1) Äussere Charakterisierung der Stadien 1—4	397
2) Anatomisch-histologische Beschreibung der Stadien 1—4	398
3) Das Verhalten des Jungfisches in dieser Periode	414
B. Freie Phase	417
1) Äussere Charakterisierung der Stadien I—V	417
2) Anatomisch-histologische Beschreibung der Stadien I—V	419
3) Das Verhalten des Junghechtes in dieser Periode	427
III. Relatives Wachstum verschiedener Körperabschnitte des Junghechtes während der Postembryonalperiode	439
IV. Zusammenfassung	464
Literaturverzeichnis	470

EINLEITUNG

Schon seit mehr als hundert Jahren sind die Knochenfische Gegenstand embryologischer und entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen. LEREBoullet (1854, 1862) war der erste, der sich eingehend mit der embryonalen Entwicklung des Hechtes befasste. Alle seine Untersuchungen jedoch blieben — den damaligen Verhältnissen entsprechend — begrenzt auf die äusserlich sichtbaren Formwandlungen des Hechteies. LINDROTH (1946) gibt in seiner Abhandlung „Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht“ ebenfalls nur einen kurzen, morphologischen Grundriss der ersten Entwicklungsstadien. Ausser kleineren Teilstudien, die im speziellen Teil noch nähere Erwähnung finden sollen, liegt bis heute keine umfassendere anatomisch - histologische Untersuchung über die Entwicklung des Hechtes bis zum Jungfisch vor. In der vorliegenden Arbeit wird versucht, diese Lücke auszufüllen, wobei die embryologische Beschreibung der Vorgänge ergänzt wird durch eine metrische Erfassung der postembryonalen Wachstumsvorgänge und durch die Aufstellung einer diese Stadien einschliessenden Normentafel. Im Speziellen soll dabei die Anlage und Ausgestaltung des Darmtractus bis zu seiner vollständigen Ausbildung zur Bearbeitung gelangen, ohne jedoch die Ausdifferenzierung seiner Anhangsorgane im weiteren zu verfolgen.

An dieser Stelle möchte ich auch meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. Geigy, für sein entgegenkommendes Interesse, seine wertvollen Ratschläge und die hilfreiche Unterstützung, die er meiner Arbeit zuteil werden liess, meinen herzlichsten Dank aussprechen.

ALLGEMEINER TEIL

MATERIAL UND TECHNIK

a) *Beschaffung und Aufzucht des Untersuchungsmaterials*

Ausgangspunkt und Grundlage meiner Untersuchungen war künstlich befruchteter Hechtlaich aus der Fischzuchstanstalt in

Sursee a/Sempacher See, den ich jeweils im Frühjahr 1952, 53, 55 von dort bezog. Als Ergänzungs- und Vergleichsmaterial (hauptsächlich für metrische Untersuchungen) diente eine lückenlose Serie fixierten Hechtmaterials aus dem Attersee (Österreich), die mir durch die Freundlichkeit Herrn Dr. Einseles von der Fischzuchtanstalt Kreuzstein zur Verfügung gestellt wurde.

Insgesamt gelangten 7 verschiedene Serien zur Auswertung, die — mit Ausnahme der Serie II — in einer eigenen Anlage erbrütet und aufgezogen wurden. Die Erbrütung des Laiches erfolgte in Zugerflaschen, die Aufzucht der Jungbrut in Fischtrögen von 100 Liter Fassungsvermögen. Im ersten Jahre gelangte Leitungswasser (aus dem Erlenpumpwerk Basel) in die Anlage, dessen Temperatur zu Beginn der Aufzucht 11°C , gegen Ende 14°C betrug. Um die Wassertemperatur während der langen Entwicklungsdauer, die sich von Ende April bis in den August hinein zog, einigermaßen regeln und konstant halten zu können, wurde das Wasser im darauffolgenden Jahre in einem besonderen Wasserbadthermostat auf 14°C erwärmt. Letzterer setzte sich aus einem Wasserbassin von 100 Liter Fassungsvermögen, einem elektrischen Heizstab, einem Thermoregulator und einem Rührwerk zusammen, welches durch einen Elektromotor für Dauerbetrieb ($N = 0,025\text{ PS}$) angetrieben wurde und während der ganzen Inbetriebnahme absolut zuverlässig arbeitete. Durch dieses geheizte Wasser, mit dem Erbrütungs- und Aufzuchtanlage gespeist wurden, konnte eine Temperaturkonstanz von $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ erreicht werden.

Die gewählte Temperatur von 14°C war in dreifacher Hinsicht günstig:

- 1) bevorzugt der Hecht zu seiner Entwicklung relativ warmes Wasser (LINDROTH 1946, p. 107). Es wurden somit seinen Bedürfnissen entsprechende Verhältnisse geschaffen.
- 2) konnte der später auftretende Kannibalismus, der sich besonders bei Temperaturen über 16°C bemerkbar macht, durch diese relativ niedrige Temperatur gedrosselt werden (EINSELE 1948).
- 3) wurde dieser Temperaturgrad vor allem deshalb gewählt, um Anfangs- und Endtemperatur gleichzuschalten. Erfahrungsgemäss stellte sich — wie bereits erwähnt — gegen Ende der Entwicklungsperiode (wärmere Jahreszeit) die Wassertemperatur auf diese Höhe ein.

Über die Qualität des aus dem Erlenpumpwerk zufließenden Leitungswassers möge Tabelle 1 informieren. Die dort zusammengestellten Werte sind im Erlenpumpwerk gewonnen und mir gütigst zur Verfügung gestellt worden.

Nach SCHÄPERCLAUS (1933) liegt ein gutes Teichwasser zwischen pH 7—8, zeigt also schwach alkalische Reaktion. Infolge des grossen, optimalen Kohlesäurevorrates sind pH Schwankungen sehr gering. In diesem sehr „fruchtbaren“ Wasser mit gutem Säurebindungsvermögen (2—5 ccm n HCl/l) ist die Gesundheit der Fische nicht gefährdet. Diesen Anforderungen entspricht auch das für meine Aufzucht verwendete Leitungswasser, abgesehen vielleicht vom relativ hohen Chlorgehalt des Wassers, von dem man nach Aussagen von Fachleuten für den Hecht toxische Wirkung erwarten sollte; meinerseits konnte ich allerdings in den Aufzuchten keine nennenswerten Störungen beobachten. Auch bestand kein Unterschied zur Serie II aus dem Attersee.

Über die Qualität des Zuchtwassers der Atterseehechte liegen nur ungefähre Angaben vor. Nach Mitteilung von Herrn Dr. W. EINSELE ist das in die Becken einfließende Wasser O₂-gesättigt, seine Härte beträgt 8—10 deutsche Grade, der CO₂-gehalt einige mg/l. Beim Einfließen in die Becken hat das Wasser praktisch keine O₂-Zehrung, da es aus einer sehr starken Quelle und einem reinen Gebirgsbach gespeist wird. In einem Wasserraum von 4000 l werden bis zu 10 000 Hechte aufgefüttert, wobei es wahrscheinlich zu einem zeitweiligen Permanganatverbrauch von 100 bis einigen 100 mg/l kommen kann. Täglich jedoch erhalten die Becken 10 000—20 000 l Frischwasser und werden sorgfältig gereinigt.

Nach WILLER (1924), SCHÄPERCLAUS (1933), EINSELE (1948, 53) nimmt die fressfähig gewordene Brut nur lebendes Futter, zuerst Plankton (Cladoceren), welches jedoch bereits nach 8-tägiger Fütterung durch Fischbrut oder Insektenlarven ersetzt werden kann. Es ist jedoch möglich, kleine Hechte bis zu einer Länge von 6—8 cm ausschliesslich mit Plankton zu füttern. Während bei der Aufzucht der Atterseehechte so vorgegangen wurde, erhielt die in Basel aufgezogene Brut zusätzlich noch Tubifex, da Plankton nicht in genügender Menge beschafft werden konnte.

Tabelle 2 gibt einen kurzen Überblick über die Aufzuchtbedingungen der einzelnen Serien und die Zusammensetzung und Verteilung des zur Untersuchung verwendeten Materials.

TABELLE 1.

*Chemie des Leitungswassers aus dem Erlenpumpwerk Basel
1952 und 1953.*

Datum	Wasser- temp. in C°	Karbonat- härte i. fr. H°	pH	CO ₂ (freie Kohlen- säure i. mg/l)	O ₂ - sättigung in %	O ₂ in mg/l	freies Chlor in mg/l ²
1952							
21.4	9,3	8,7	—	5,0	—	—	↑ 0,06 bis 0,08 ↓
28.4	8,7	8,0	—	4,0	—	—	
5.5	9,3	8,5	—	7,0	—	—	
12.5	9,3	8,5	—	7,5	—	—	
19.5	10,3	8,5	—	10,0	—	—	
26.5	10,2	8,5	—	8,0	—	—	
3.6	11,4	9,0	—	8,5	—	—	
9.6	11,2	8,5	—	7,0	—	—	
16.6	11,6	9,5	—	8,0	—	—	
23.6	12,6	10,5	—	8,0	—	—	
30.6	14,4	10,5	—	12,5	—	—	
7.7	12,8	10,5	—	14,5	—	—	
1953							
13.1	10,0	9,0	7,05 ¹	5,5	77,3 ¹	8,7 ¹	—
20.4	8,2	7,0	—	5,5	—	—	—
27.4	8,2	7,5	—	6,0	—	—	—
4.5	8,7	6,7	—	3,0	—	—	—
11.5	8,5	8,0	—	3,0	—	—	—
18.5	9,1	8,5	—	4,0	—	—	—
26.5	10,2	8,5	—	5,0	—	—	0,10
1.6	9,2	9,5	—	4,5	—	—	0,10
8.6	10,6	8,5	—	5,0	—	—	0,10
15.6	10,2	9,5	—	5,0	—	—	0,10
22.6	11,0	7,0	—	3,5	—	—	0,09
29.6	10,6	9,5	—	6,5	—	—	0,10
8.7	11,0	9,5	7,50 ¹	9,0	67,3 ¹	7,4 ¹	0,10
13.7	11,5	10,0	—	10,5	—	—	0,10
20.7	11,8	9,0	—	6,0	—	—	0,09
27.7	13,2	9,5	—	9,5	—	—	0,11
3.8	12,3	9,2	—	6,5	—	—	0,10
10.8	12,3	10,0	—	7,5	—	—	0,10

¹ Die pH-Werte und O₂-Werte wurden nur sporadisch bestimmt, da sie keinen grossen Schwankungen unterworfen sind.

² Die Chlorierung des Leitungswassers erfolgte unter Verwendung von Chlordioxyd.

TABELLE 2.

Hechtmaterial des Sempachersees								Attersee-Hechte	Adulte Hechte a.d. Rhein u.a. Holland
Serie	I	III	IV	V	VI	VII	VIII		
Homogenes Untersuchungsmaterial (1 ♂ × 1 ♀)	+	+		+	+				
Inhomogenes Untersuchungsmaterial (1 ♂ × mehrere ♀, mehrere ♂ × mehrere ♀)			+			+		+	
Aufzucht unter Temperaturregelung d. Erbrütungswassers	+			+	+				
Aufzucht o. Temperaturregelung d. Erbrütungswassers		+	+			+		+	
Temperatur-Mittel in ° C	14,1	12,5	12,1	14	13,8	10,1		Erbrütgs.-temp. = 5—8° Temp. während d. Aufzucht d. Jungf. = 10—16°	
Zeitdauer d. Aufzucht i. Tagen (incl. Tag d. Befruchtung)	94	38	19	85	26	10		78	
Material f. morph. Untersuchungen . .	+	+	+	+	+	+		+	
Material f. anat.-hist. Untersuchg. . .	+	+		+	+			+	
Material f. metr. Untersuchg.	+	+						+	

b) *Technik zur Durchführung der morphologischen und anatomisch-histologischen Untersuchungen.*

1. *Morphologie.*

Als Ergänzung zu den Lebendbeobachtungen während der Aufzucht dienten Untersuchungen am fixierten Präparat. Dies betrifft vor allem die embryonalen Stadien, die zu diesem Zweck aus der Eihülle befreit und mit Methylenblau angefärbt wurden.

2. *Anatomie — Histologie.*

Als Standardfixierungsmittel für alle Stadien diente das Fixierungsgemisch nach BOUIN-DUBOSCQ, mit dem sehr gute Resultate erzielt wurden. In wenigen Fällen gelangte auch die Fixierungsmethode nach CARNOY, KOPSCH, sowie reine Formolfixierung (4%) zur Anwendung.

Die Fixierung der Eier und Jungbrut erfolgte stets total, im letzteren Fall erst nach vorausgegangener Narkotisierung mit M.S. 222-Sandoz¹. Die Einbettung der Objekte erfolgte in Paraffin ($\frac{2}{3}$ 58° + $\frac{1}{3}$ 52° + 5% Bienenwachs),

a) über Methylbenzoat — Celloidin — Benzol (für dotterfreie Stadien)

b) über Terpeneol (Methode nach WETZEL, 1931)

c) über Toluol (Methode nach van MULLEM und VERWOORT, 1953)

(b und c besonders für dotterreiche Embryonalstadien).

Beide Methoden bewährten sich gut.

Für jedes Entwicklungsstadium wurden mehrere Schnittserien von Totalpräparaten angefertigt, sowohl in sagittaler als auch in horizontaler und transversaler Richtung. Die Schnittdicke betrug immer 7 μ . Zu Übersichtsfärbungen wurden benützt:

Haematoxylin DELAFIELD/Eosin

.. .. /Metanilgelb, Mucicarmin

.. .. /Bismarckbraun, Picroindigocarmin

.. HEIDENHAIN/Eosin

.. .. /Metanilgelb, Mucicarmin

¹ Das von der Firma Sandoz A.G., Basel, hergestellte M. S. 222 ist ein gut wasserlösliches Narkotikum für poikilotherme, aquatile Wirbeltiere (ROTHLIN, 1932); chemisch ist es ein Isomeres des Anästhesins.

Azanfärbung nach HEIDENHAIN

Eisentrionyhaematein nach HANSEN/Lichtgrün oder Eosin

Molybdänhaematoxylin nach HELD.

c) Messtechnik

Um die Formwandlung des Hechtes biometrisch erfassen zu können, wurden einzelne dafür charakteristische Messstrecken festgesetzt.

Aus nachfolgender Beschreibung und Abb. 1 *a, b, c* und 2 *a, b, c, d*, p. 363 ist die genaue Definition und Lage der ausgewählten Messstrecken ersichtlich.

Für die in lateraler Objektlage ausgeführten Messungen dient das Symbol L, für die dorsal bzw. ventral gemessenen Strecken entsprechend die Bezeichnung D resp. V.

Messstrecken der Serien I, II, III, VIII.

- L 1) Gesamtkörperlänge incl. Schwanzflosse,
bei VIII nur bis Schwanzflossenzurzel
- L 2) Kopfspitze — Brustflosse (dorsaler Rand der Brustfl.-basis)
- L 3) Unterkieferspitze — Brustflosse (wie bei L 2)
- L 4) Unterkieferspitze — Operkelrand (caudal)
bei III Kopfspitze — Operkelrand
- L 5) Unterkieferspitze — Augenmitte
bei III Kopfspitze — vorderer Augenrand
- L 6) Oberkieferspitze — Augenmitte
- L 7) Augenmitte — Operkelrand
bei III caudaler Augenrand — Operkelrand
- L 8) Oberkieferspitze — Nasengrubenmitte
- L 9) Nasengrubenmitte — Augenmitte
- V 10) Unterkieferspitze — Hyale
- V 11) Hyale — Brustflosse (wie bei L 2)
- D 12) Kopfbreite (caudaler Augenrand)
bei VIII i. Augenmitte
- L 13) Kopfhöhe (Augenmitte: von „Unterkieferwinkel“ —
Schädeldach)
bei III: caud. Augenrand: „UK- winkel“ — Schädel-
dach)
- L 14) Augenmitte — Schädeldach

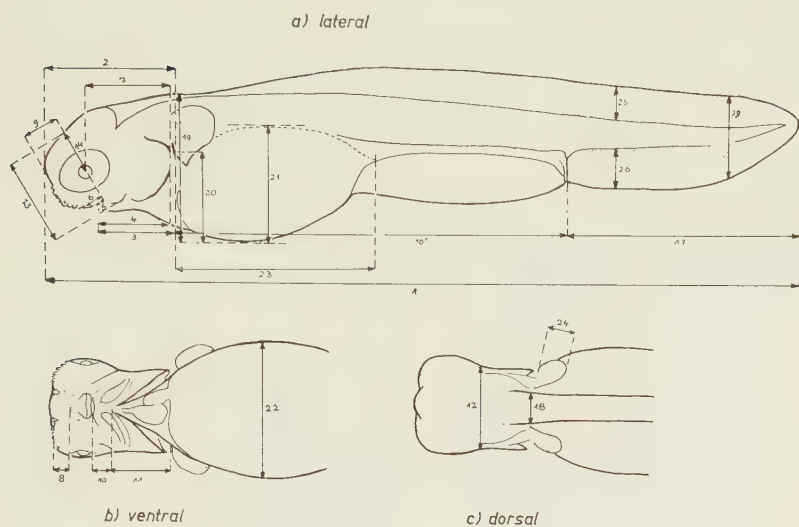


ABB. 1.
Anheftungsphase.

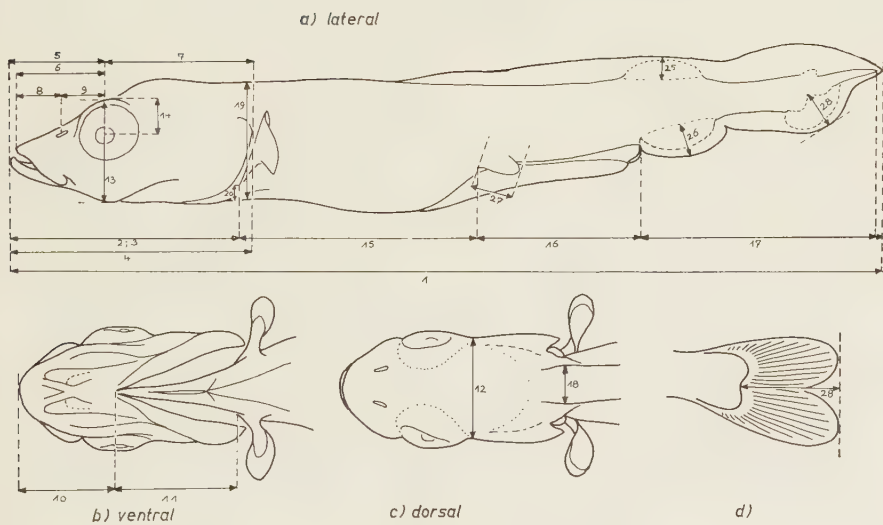


ABB. 2.
Freie Phase.

- L 15) Brustflosse (wie bei L 2) — Bauchflosse
- L 16) Bauchflosse — Anus (caudaler Rand)
- L 16') Brustflosse (wie bei L 2) — Anus
- L 17) Anus (caudaler Rand) — Wirbelsäulenende bei I
 - incl. Schwanzflosse bei II, III
 - Schwanzflossenwurzel bei VIII
- D 18) Rumpfbreite (in der Gegend der Brustflossenbasis)
- L 19) Rumpfhöhe (in der Gegend der Brustflossenbasis)
- L 20) Brustflosse (wie bei L 2) — Ventralseite des Rumpfes
- L 21) Dottersackhöhe
- V 22) Dottersackbreite
- L 23) Dottersacklänge
- L 24) Brustflossenlänge (nur bei III, VIII)
- L 25) Rückenflossenlänge (nur bei III, VIII)
- L 26) Afterflossenlänge (nur bei III, VIII)
- L 27) Bauchflossenlänge (nur bei III, VIII)
- L 28) Schwanzflossenlänge (nur bei II, VIII)
- L 29) Schwanzflossenbreite (nur bei III).

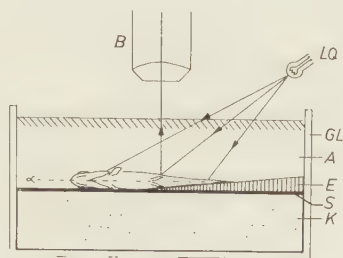
Die Messungen wurden an drei verschiedenen Serien embryonalen Materials durchgeführt; da eine Schrumpfung der Gewebe mit keinem Fixierungsmittel ganz zu umgehen ist, wurde, um Unterschiede bei den Messungen zu vermeiden, einheitlich in BOUIN-DUBOSCQ fixiert.

Zur genauen Kenntnis der adulten Proportionen und zum Vergleich des relativen Körperwachstums mit den an embryonalem Material gewonnenen Resultaten dienten Messungen an ausgewachsenen toten, aber nicht fixierten Exemplaren.

Alle Messungen erfolgten indirekt unter Zuhilfenahme eines LEITZ-Binokulars mit eingebautem Mikrometerokular. Um grössere Messfehler zu vermeiden, musste stets darauf geachtet werden, dass die Objekte in ausgestreckter und ganz horizontaler Lage fixiert waren. Abb. 3 a, b, p. 365, zeigt schematisch dargestellt die Anordnung, die hinreichend genaue Messungen ermöglichte mit einem Messfehler von $\pm 2^1$. Sie bestand aus einer Glascuvette (GL), in die eine Korkscheibe (K) so eingelassen war, dass sie unter 75% Al-

¹ Der Messfehler wurde nach der Formel $\sigma = \sqrt{\frac{\sum (xi - \bar{x})^2}{n - 1}}$ berechnet.

kohol (A) durch eigene Saugkraft der Glaswand satt ansass. Ein ihr aufgeklebtes, schwarzes Papier (S) bildete zu den zur Untersuchung gelangenden, hellen Objekten eine kontrastreiche Unterlage. Bei lateraler Objektlage wurde das Tier mit dem Schwanzteil auf einer schiefen Ebene (E) so gelagert, dass die Körperlängsachse (α) parallel zur Unterlage verlief. Zwei schmale Bändchen (BD), über Rumpf- und Schwanzteil angebracht, fixierten das Objekt in genügender Weise, ohne es selbst zu deformieren. Die Einstellung und Ausmessung der einzelnen Strecken erfolgte im Auflicht, das durch eine starke Lichtquelle (LQ) erzeugt wurde. Entsprechend erfolgte auch die Anordnung bei ventral und dorsal ausgeführten Messungen.



a) Seitenansicht

b) Aufsicht:

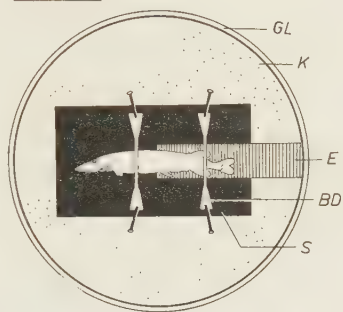


ABB. 3.

Anordnung zur Durchführung der Messungen.

Statistische Auswertung des Materials:

Wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, wurden für die biometrischen Untersuchungen die embryonalen Serien I, II, III und die Serie VIII (Adulttiere) verwendet.. Den berechneten Mittelwerten $\bar{x}$ (arithmetisches Mittel) liegen

- in Serie I je 10 Einzelwerte
- in Serie II je 60 Einzelwerte ¹
- in Serie III je 10 Einzelwerte zugrunde

¹ Mit Ausnahme des 1. Mittelwertes $\bar{x} = 16$ Einzelwerte
 des 6. letzten " " " " = 45 " "
 " 5. " " " " = 55 " "
 " 4. " " " " = 28 " "
 " 3. " " " " = 20 " "
 " 2. " " " " = 21 " "
 " " " " " " = 18 " "

In Serie VIII entsprechen hingegen die Messwerte nur Einzelwerten, die an verschieden grossen und an verschieden alten Exemplaren gewonnen wurden. Zur Darstellung der Wachstumskurven und zur Bestimmung der Wachstumskonstante a wurden die Mittelwerte in einem doppelt logarithmischen Koordinatensystem aufgetragen.

Für Serie I und II wurde die Streuung der Stichprobenmittel-

werte ($\sigma\bar{x}$) berechnet nach der Formel
$$\sigma\bar{x} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

und der Variationskoeffizient V bestimmt nach der Formel
$$V = \frac{\sigma}{M}$$

M stellt dabei den theoretischen Mittelwert dar, der annähernd gleich ist dem empirischen Mittelwert $\bar{x}$ (arithmetisches Mittel)
 $\bar{x}$ = die Summe aller Einzelwerte, dividiert durch die Anzahl der

Elemente der Stichproben.
$$\bar{x} = \frac{\sum xi}{n}$$

σ = die Streuung der Einzelwerte zum Mittelwert
$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (xi - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Alle Werte der Wachstumsgeraden sind in Mikrometereinheiten angegeben, wobei eine Mikrometereinheit einer Länge von 0,025 mm entspricht.

Die Herstellung der Zeichnungen erfolgte an fixierten Exemplaren

für die Stadien B—K, Abb. 5 mit dem ZEISS / WINKEL'schen Zeichenapparat

für die Stadien 1—4, Abb. 10

I—V, Abb. 12—14 nach photographischen Aufnahmen.

Die Stadien H, 1, 3, 4, Abb. 11 = Rekonstruktionen (aus Schnittpräparaten).

Stadium B—K, Abb. 4 = Photogr. Aufnahmen (fix. Expl.)

Abb. 6, 7 = „ „ „ (lebende Expl.)

Abb. 8, 9 und 16—28 = Photogr. Aufnahmen

Abb. 29 = Zeichnung nach Schnittpräparat mit dem ZEISS/WINKEL'schen Zeichenapparat.

Den Herren Waltisberg von der Fischzuchtanstalt Sursee a. Sempachersee möchte ich an dieser Stelle für die vorzügliche Bereitstellung und Lieferung von Hechtlaich herzlich danken. Ebenso möchte ich Herrn Dr. W. Einsele für die gütige Überlassung einer lückenlosen Serie fixierten Hechtmaterials meinen besten Dank aussprechen, sowie Herrn Dr. Batschelet für seine wertvollen Ratschläge und seine Unterstützung in der statistischen Bearbeitung der Messergebnisse und Herrn O. Widemann für die freundliche Überlassung der chemischen Werte des Trinkwassers aus dem Erlenpumpwerk Basel.

SPEZIELLER TEIL

Nach GEIGY und PORTMANN (1941) gehören die Teleostier zu den Formen mit abhängiger Ontogenese. Ihre Entwicklung ist eine direkte; denn sie führt ohne eigentliche Metamorphose zum Adultzustand. Sie bleibt aber insofern eine abhängige und ist — im Gegensatz zu den Formen mit unabhängiger Ontogenese — als eine sekundäre zu bezeichnen, als die Embryonen während der embryonalen und postembryonalen Periode mit transitorischen Hilfsorganen (Dottersack, protocerker Flossensaum, Haftapparat) ausgestattet sind. Diese verlieren bei vorgerückter Entwicklung wieder ihre Funktion und werden abgebaut.

Die Ontogenese von *Esox lucius* zeichnet sich durch eine solche Abhängigkeit aus. Sie zerfällt in 2 grosse Abschnitte:

I) in die Embryonalphase

II) in die Postembryonalphase,

die sich wiederum A) in die Anheftungsphase

B) in die freie Phase gliedert.

Am Ende der letztgenannten Periode hat der Junghecht jenen Entwicklungsgrad erreicht, den wir als Adultzustand definieren. Dies soll in unserem Fall bedeuten, dass die äusseren Körperproportionen, zusammen mit dem Entwicklungsgrad der inneren Organe (speziell des Darmes) den Verhältnissen eines ausgewachsenen Hechtes annähernd entsprechen. Wir schliessen im Begriff Adultzustand nicht, wie dies sonst etwa geschieht, die Geschlechtsreife mit ein.

I. MORPHOLOGIE DER EMBRYONALPHASE

Über die Entwicklung der Knochenfische liegen zahlreiche Arbeiten vor, hauptsächlich aus der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts. Sie fanden zusammenfassende Darstellung in verschiedenen Hand- und Lehrbüchern, so bei BALFOUR 1881, ZIEGLER 1902, HERTWIG 1906, BRACHET 1935, KORSCHOLT und HEIDER 1936.

Speziell über die Entwicklung des Hechtes finden sich in der Literatur relativ wenig Arbeiten. LEREBoullet (1854, 1862) gibt — wie eingangs bereits erwähnt — in seinen grundlegenden Untersuchungen nur eine chronologische Beschreibung des äusseren Entwicklungsablaufes. Ausgehend vom unbefruchteten Ei im Ovar behandelt er die ganze Ontogenese bis zum Stadium der freien Nahrungsaufnahme in vier Entwicklungsstufen. Unzulänglich bleiben die ebenfalls rein descriptiven, kurzen Beobachtungen, die TRUMAN (1869) über die Ontogenese des Hechtes gibt. AUBERT (1856) behandelt die Bildung des Herzens, GENsch (1882) und ZIEGLER (1887) die Entstehung des Blutes. Es ist das Verdienst ROSENBERGS (1867), die früheste Entwicklung der Niere beim Hecht histologisch untersucht zu haben, nachdem bereits LEREBoullet und REICHERT (1856) die Existenz dieses Organs nachgewiesen hatten. Eine sehr gute histologische Darstellung der Bildung des Medullarstranges bei *Esox lucius* gibt zum 1. Mal JABLONOWSKI (1899). Er weist auf die extreme Stellung dieses Fisches unter den Teleostiern hin, die im Vergleich zu den Salmoniden manche interessante Verschiedenheit der Entwicklung aufzeigt. Die eigentümliche Bildung der KUPFFER'schen Blase bei den Teleostiern, die nur vorübergehend auftritt und deren physiologische Bedeutung bis in die neueste Zeit noch nicht geklärt ist (PETER, 1947), beschrieb

v. KUPFFER (1884) für Stint (*Osmerus eperlanus*) und Hecht. Er betrachtete sie als Resultat einer Einstülpung von aussen. 1884 gibt er eine kurze Abhandlung über die Bildung des Primitivstreifs beim Hecht. 1889 berichtigt SCHWARZ die Angaben v. KUPFFERS über die Entstehungsweise der KUPFFER'schen Blase. Nach seinen Untersuchungen tritt sie innerhalb der medianen Entodermverdickung kurz nach dem Verschluss des Blastoporus auf. MAURER beschreibt 1884 die Differenzierung und Ausbildung der Pseudobranchie. 1929 befassen sich PORTMANN und METZNER mit der Verbindung von Leber und Dottersack bei den Teleostierlarven (Lachs und Hecht) und weisen den innigen Kontakt der Leberzellen mit dem Dotterentoderm histologisch nach. GRIEB (1932) bearbeitete die Ontogenese des Kiemendarmes bei den Teleostei, wobei er seine Untersuchungen auch auf den Hecht ausgedehnt hat. Ausser der Arbeit von REINKE (1937), die die Ontogenie und Anatomie des Geruchsorgans der Knochenfische (u. a. *Esox lucius*) behandelt, müssen wir diejenige von LINDROTH (1946) noch einmal erwähnen, in welcher er eine kurze Übersicht über den Entwicklungsgang des Hechtes gibt, bis zu dem Stadium, da der Flossensaum abgebaut wird und die unpaaren Flossen sich anzeigen. Er teilt die Entwicklung von der Befruchtung bis zum 1. Embryonalstadium in fünf Stufen ein, denen drei willkürlich gewählte Embryonalstadien folgen. Über die weitere Entwicklung gibt er nur einen allgemeinen Aspekt. Für die vorliegenden Untersuchungen wurde die Einteilung der Stadien nach äusseren Merkmalen und dem Entwicklungsgrad der Organe getroffen, nicht nach Alter oder Grösse, da sich hieraus — selbst bei gleichen Aufzuchtbedingungen und homogenem Material — kein zuverlässiger Gradmesser ergibt. Schon HENNEGUY (1888, p. 415) war dies bekannt.

1. Aeussere Charakterisierung der Stadien A—K (Vergl. hierzu die Abb. 4 und 5, p. 394 + 395)

Stadium A:

Umfasst die ersten Entwicklungsvorgänge (Furchung, Bildung der Blastula) bis zur frühen Gastrulation, die mit der Abflachung des Blastoderms und der Bildung des Randwulstes und Embryonalschildes einsetzt. Gleichzeitig beginnt auch die Umwachsung des Dotters durch die Keimscheibe.

Stadium B: 3—4 Somiten

(= Fig. 39 LEREBoullet, Stadium 4—5 JABLONOWSKI,
Stadium 7, 8 KOPSCH)

Der Dotter ist zu $\frac{4}{5}$ seines Umfanges oder nahezu ganz umgewachsen (Dotterpfropfstadium). An der Medullarplatte, die eine deutliche Mittelfurche (sillon dorsal, LEREBoullet) aufweist, sind die drei Abschnitte des Prosencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon zu unterscheiden. Am Prosencephalon präsentieren sich die Augen als laterale Wülste. Hinter den drei abgegliederten Somitenpaaren geht die Embryonalanlage in das undifferenzierte Zellmaterial des Randringes über.

Stadium C: 5—10 Somiten

(= Fig. 41, LEREBoullet, Stad. 5 JABLONOWSKI, Stad. 8 KOPSCH)

Der Blastoporuschluss ist im Vollzug oder bereits ausgeführt. Eine ganz feste Beziehung zwischen dem Schluss des Blastoporus und der Entwicklungsstufe des Embryo besteht jedoch (nach JABLONOWSKI 1899) hier ebensowenig wie bei den Salmoniden. Der Keim, flach über dem Dotter ausgebreitet, umspannt ca $\frac{1}{2}$ der Dotterkugel. Prosencephalon, Mesencephalon, Rhombencephalon sind deutlicher voneinander abgegrenzt als im Stadium B. Die primären Augenblasen überragen in seitlicher Ausdehnung das Mittelhirn. Hinter den Somiten liegt die noch undifferenzierte Schwanzanlage. (Schwanzknopf nach ZIEGLER.)

Stadium D: 10—20 Somiten (= Stad. 9 KOPSCH)

Der Keimstreifen umfasst immer noch ca $\frac{1}{2}$ der Dotterkugel. In ihrem rostralen Abschnitt zeigt die Embryonalanlage zum ersten Mal das Bestreben, sich aus der Fläche zu erheben und ventral zusammenzuschliessen. Die primären Augenblasen beginnen sich, äusserlich noch kaum sichtbar, zu Augenbechern einzustülpen. Die Linsenanlage als ektodermale Verdickung ist dem Augenbecher flach angelagert. Das Prosencephalon tritt nun deutlich in seiner ganzen Abgrenzung hervor. Im medianen Teil der Gehirnplatte erscheint eine dunkle Linie, die sich noch eine Strecke weit ins Rückenmark fortsetzt. Sie ist der erste Ausdruck des in Entstehung begriffenen Zentralkanals. Der Hyoidwulst und der dritte Visceralbogen erscheinen im Gebiet des Rhombencephalons und

bilden zusammen eine bohnenförmige Anlage; dicht dahinter macht sich die epidermale Verdickung der Seitenlinienanlage geltend. Die ersten Somiten sind bereits abgewinkelt. Hinter dem undifferenzierten Zellmaterial des Schwanzknopfes zeichnet sich eine u-förmige Rinne des Dotterepithels ab.

Stadium E: 25—30 Somiten

(= Fig. 46, LERBOULLET, Stad. 6, JABLONOWSKI,
Stad. 10, KOPSCH).

Der Embryo nimmt ca $\frac{2}{3}$ des Umfanges der Dotterkugel ein. Als besonderes Charakteristikum dieses Stadiums tritt die Differenzierung der Rautengrube in Erscheinung, der eine Verbreiterung des Zentralkanals in einen linken und rechten queren Ausläufer einhergeht. Das Linsenepithel wuchert in die Tiefe des Augenbeckers. Dorsal über der Anlage der Schlundbogen im Bereich des Nachhirns macht sich die Lichtung der Ohrblase bemerkbar.

Stadium F: 30—35 Somiten

(= Fig. 47, 48, LERBOULLET; Stadium 11,12, KOPSCH).

Der Keim umspannt $\frac{2}{3}$ der Dotterkugel. Im Pros-, Mes- und Rhombencephalon setzt die Ventrikelbildung ein. Mittelhirn und Rautenhirn haben stark an Masse zugenommen. Die Seitenhälften des letzteren sind weit auseinandergeklappt und lassen den in fünf Abschnitte segmentierten Boden des Nachhirns deutlich in Erscheinung treten (LERBOULLET 1862). Besonders im Gebiet des Ohrbläschens repräsentieren sich zwei stärkere Ausbuchtungen. Dorsal hat sich die unpaare Epiphyse vom Prosencephalon abgegliedert, während sich — ebenfalls dorsal — die Anlage der Riechgrube im Winkel zwischen Augenbecher und Vorderhirn differenziert (LERBOULLET 1862). Medioventral ist eine einheitliche Pericardialhöhle angelegt. Lateral des Rumpfes im Bereich des 1.—4. Somiten zeichnen sich die ersten Vorläufer der Brustflossen als bindegewebige Verdickung ab. Der noch undifferenzierte Schwanzknopf wächst frei über den Dottersack hervor.

Stadium G: 35—45 Somiten

(= Stad. 12, KOPSCH).

Die Linsenknospe ist nur noch durch einen dünnen Stiel mit der Epidermis verbunden. Am caudalen Ende des Embryo differen-

ziert sich der Flossensaum als mediane niedere Leiste. Die Brustflossenanlage wird mit Muskelknospen des ersten bis sechsten Somiten versorgt. Die Linksverlagerung des Pericards und des Herzschlauches setzt ein.

Stadium H: 45—55 Somiten.

Etwa $\frac{4}{5}$ der Dotterkugel sind vom Keim umspannt. Der Kopf wächst nun frei über den Dottersack hervor; die rostral gelegene Mundbucht wird dadurch ventral verlagert. Eine erste Pigmentierung an den Augen und der dorsalen Kopfpattie, sowie auf der dorsalen Dottersackoberfläche tritt in Erscheinung. Rostral vor den Augen differenziert sich rechts und links die Anlage der Haftorgane. Die Linse löst sich gänzlich von der Epidermis ab. Der Embryo nimmt in Schwanz- und Rumpfteil die charakteristische Seitenlage ein. Im stark verbreiterten, ventralen Flossensaum wird der Enddarm sichtbar, dessen noch undifferenzierte caudale Partie zum Rand des Flossensaumes abbiegt.

Stadium J: 55—60 Somiten.

Der Keim umspannt vollständig die Dotterkugel; dabei berührt die Schwanzspitze den Vorderrand der Augen. Die Pigmentierung des Embryo ist stärker geworden und hat auch die Ventralseite des Rumpfes bis zur Schwanzspitze erfasst. Die angelegten Riechgruben gelangen durch das Vorwachsen des Kopfes in rostraler Richtung in eine fronto-ventrale Lage. Das Mittelhirn hat sich stark vergrößert; es wächst über das Rautenhirn und drückt dasselbe in die Tiefe. Die seitlich gelagerten Schlundbogen rücken ebenfalls mehr auf die Ventralseite. Die Rumpfseitenlage hat sich bis ins Nachhirn ausgedehnt. Bis in die Region des 10.—18. Somiten reicht das caudale Ende der Seitenlinienanlage. 7 Somiten beteiligen sich jetzt an der Bildung von Muskelknospen für die Brustflosse.

Stadium K: 66 Somiten.

(Im Durchschnitt kommen 66 Somiten am Rumpf zur Abgliederung. Zuweilen kann ihre Anzahl bis zu 70 ansteigen, doch sind diese abgegliederten Stücke so klein und ihre Abgrenzung zu unsicher, als dass sie mit Sicherheit als Somiten taxiert werden könnten.)

Jetzt reicht das Schwanzende des Embryo bis zum Augenhinterrand bzw. bis zur Brustflosse. Die Brustflosse ist an der Basis

pigmentiert und steht als Palette schräg nach hinten vom Rumpf ab. Die Anlage der Seitenlinie hat sich bis in den 31.—34. Somiten ausgedehnt.

In Gegenüberstellung zu der bei LINDROTH getroffenen Einteilung entsprechen die Stadien

B—K	ungefähr	einem	Entwicklungsgrad	von	33%—58%
F—incl. H	„	„	„	„	58%—75%
J—incl. K	„	„	„	„	75%—100%

wobei der Entwicklungsgrad das Alter der morphologischen Eistadien in p. H. der Entwicklungsdauer bis zum Schlüpfen angibt. Da nach LINDROTH (1946) der Schlüpfmoment gegen Einwirkungen äusserer Faktoren wie Licht, Temperaturschwankungen, Sauerstoffdruckherabsetzung besonders empfindlich ist, kann er nicht als Ausdruck für ein bestimmtes Entwicklungsstadium betrachtet werden. Ein bestimmter Reifegrad (Mindestreife, Schlüpfungsreife nach LINDROTH) und eine gewisse Schwächung der sonst sehr elastischen und widerstandsfähigen Eischale stellen die beiden, für das Schlüpfen erforderlichen Bedingungen dar.

In Tabelle 3 sind die für die einzelnen Serien berechneten Entwicklungsgrade zusammengestellt. Daraus ist ersichtlich, dass innerhalb derselben Serie die Somitenzahl der Individuen bei gleicher Entwicklungsdauer schwankt d.h. dass die Entwicklung einzelner Exemplare unter gleichen Aufzuchtbedingungen und in derselben Zeitdauer weiter fortgeschritten ist als bei anderen. Auch beim Vergleich der Serien untereinander differieren die Entwicklungsgrade in % bei relativ gleicher Somitenzahl beträchtlich. Die Ursache hierfür liegt wohl in der relativen Inkonstanz der Temperatur und der anderen äusseren Faktoren, die den Schlüpftermin beeinflussen. (Als Entwicklungsgrad von 100% galt stets jener Zeitpunkt, an dem die ersten geschlüpften Exemplare zu verzeichnen waren.)

2. Anatomisch-histologische Beschreibung der Stadien A—K (dargestellt ist lediglich das Stadium H, Abb. 11, p. 416)

Stadium A:

Die eigenen Untersuchungen lassen die frühesten Entwicklungsvorgänge ausser acht und setzen erst dort ein, wo das Blastoderm

TABELLE 3. Übersicht über die in den verschiedenen Serien erhaltenen Entwicklungsdaten.

Serie	I			II			III			IV			V			VI		
E. zt = Entwicklungzeit in Tagen Eg = Somitenzahl Eg. = Entwicklungsgrad in %	E. zt i. Tg.	S	Eg %	E. zt i. Tg.	S	Eg %	E. zt i. Tg.	S	Eg %	E. zt i. Tg.	S	Eg %	E. zt i. Tg.	S	Eg %	E. zt i. Tg.	S	Eg %
							4	3	44									
				5	5-10	36	4,5	5-9	50									
	4	13	50				5	16-21	56	4	19-21	50	5	18-20	56	4	10-12	44
							5,5	23-27	61				5,5	28-31	61	5	28-33	56
	5	35	63				6	31-36	67	5	32	63						
							6,5	38-43	73	5,5	38-42	69	6	39-40	67	5,5	36-40	62
	6	53-55	75				7	45-50	78				6,5	45-48	73			
Temp.-konstz ± 0,5 in °C							7,5	53-59	84	6	50-54	75	7	52-59	78	6	58-60	67
				10	58-62	72	8	58-63	89	7	58-64	88	7,5	62-65	84	7	62-66	78
	7	63-66	88				8,5	62-66	95	8	61-64	100	8	64-69	89	8	65-66	89
	8	64-68	100	14	66-68	100	9	63-68	100				9	62-65	100	9	64-68	100
Temp.-inkon- stanz	+												+			+		
Temp.-Mittel	14,1			+			+			+						13,8		
Schlüpfterm. in Tagesgrd.	127-141						125-138			97-109			126-140			124-138		

den Dotter nahezu umwachsen hat. In dieser Entwicklungsphase erfolgt die Bildung der unteren Schicht — des primären Entoderms — durch Umschlag des ganzen Blastodermrandes (JABLONOWSKI 1899). Sie beginnt an der Stelle, wo später die Embryonalanlage auftritt und dehnt sich rasch über den ganzen Rand aus. Während des Auswachsens der Embryonalanlage in rostraler Richtung breitet sich gleichzeitig das Randmaterial über den Dotter aus und führt schliesslich zu dem Zustand, der zu Stadium B überleitet.

Stadium B (früh): (=Stadium 3,4 JABLONOWSKI)

Der Dotter ist zu $\frac{3}{4}$ seines Umfanges vom Blastoderm umwachsen. Unter der noch ungegliederten Medullarplatte, die eine seichte, mediane Rinne (sillon dorsal, LEREBoullet) aufweist, liegt das zwei-dreischichtige primäre Entoderm, in dem median die Sonderung der Chorda einsetzt. Zu beiden Seiten beginnt eine zweischichtige Mesoderm-lage sich von einer darunterliegenden, einschichtigen Zellage — dem sekundären Entoderm — abzuheben.

Stadium B (spät):

Der Dotter ist zu $\frac{4}{5}$ seines Umfanges vom Blastoderm umwachsen. Die Auffaltung der Medullarplatte bzw. die Umlagerung des Materials aus der transversalen in die dorso-ventrale Richtung ist in vollem Gange. Das Zusammenschieben beschränkt sich nur auf die Sinnesschicht des Ektoderms, über der sich die einzellige Deckschicht glatt hinwegzieht. Im Bereich des Prosencephalons und des Mesencephalons kommt es zu einer echten Faltenbildung (JABLONOWSKI, 1899), deren Spuren aber gegen Ende des Umlagerungsprozesses vollständig verschwinden. Am Schluss resultiert ein kompakter Zellstrang, in dem — wie bei den anderen Teleostern — erst sekundär eine Lichtung auftritt. Die drei Regionen des Pros-, Mes- und Rhombencephalons lassen sich schon deutlich voneinander trennen. Seitlich am Prosencephalon treten die Augenanlagen als Proliferationen in Erscheinung. Die Chorda, die sich bis in die Gegend der KUPFFER'schen Endblase aus dem primären Entoderm differenziert hat, geht an ihrem rostralen wie caudalen Ende unmerklich in das angrenzende Gewebe über. Sie besitzt an ihrem vorderen Ende die Form einer nach oben offenen, u-förmigen, flachen Rinne, gewinnt aber bald einen runden Quer-

schnitt, den sie in ihrem ganzen Verlauf beibehält. Die ersten Myotome sind bereits abgegliedert und zerfallen in die eigentlichen Muskelsegmente und in die Seitenplatten. Letztere sind noch kompakt.

Das sekundäre Entoderm, im allgemeinen eine einschichtige, unter der Chorda und den Mesodermplatten ausgebreitete Zellage, ist im vordersten Kopfbereich vor den Augenanlagen als gesonderte Schicht nicht mehr nachweisbar. Oft ist auch eine Abgrenzung des Ektoderms vom Entomesoderm infolge der zellulären Indifferenz und des dichten Aufeinanderliegens der beiden Blätter praktisch unmöglich. Erst im Bereich der Augenanlagen kommt eine deutliche Sonderung in das sekundäre Entoderm und das ein-zweischichtige Mesoderm zustande.

Im rhombencephalen Gebiet wird letzteres wieder mehrschichtig und kompakter, um anschliessend in die Zellmassen der Rumpfzone überzugehen. Gleichzeitig verdoppelt auch das sekundäre Entoderm in seinen lateralen Bezirken seine einzellige Schicht; diese Verdickung stellt die früheste Differenzierung der Kiemenanlage dar. Caudal median endigt das Darmblatt in einer Ansammlung von Zylinderzellen, die epithelial zu einer Blase angeordnet sind, aber kein Lumen zwischen sich lassen. Diese KUPFFER'sche Endblase, die (nach ZIEGLER, 1902) als frühzeitig hohlgewordener Endteil der Darmanlage aufzufassen und der Endblase des postanalen Darmes der Selachier homolog ist (KOPSCH, 1900), verschmilzt lateral und caudal mit dem Mesoderm. Auch die Chorda und die Medullarplatte verlieren ihre Abgrenzung und gehen in das undifferenzierte Material des Randknopfes über.

Stadium C: 5-10 Somiten

Die Zusammenschiebung der Medullaranlage aus der transversalen in die dorsoventrale Richtung hat im Hirnbereich aufgehört, ist aber im Rückenmark zum Teil noch im Gange. In den primären Augenblasen sind die ersten Anzeichen einer Lumenbildung sichtbar geworden. Der Prozess beginnt von dort aus auf das Prosencephalon überzugreifen. Die rostrale Zone des Rückenmarkes ist zur Bildung von Spinalganglien übergegangen.

In der Chorda, die sich vom Mesencephalon bis zur KUPFFER'schen Blase erstreckt, setzt eine Wanderung der Zellkerne zur Peripherie ein. Während die Seitenplatten des caudalen Rumpf-

bereiches noch kompakt sind, hat sich bereits in denen des Kopf- und rostralen Rumpfgebietes Coelom gebildet.

Das Entoderm besteht im allgemeinen immer noch aus einer einschichtigen Zellage, die unter den Seitenplatten sich hinzieht und median — unter der Chorda — zuweilen auch zweischichtig wird. In der vordersten Kopfregion geht das einschichtige Darmepithel keilförmig verdickt in die Sinnesschicht des Ektoderms über. Durch die Homogenität des Zellmaterials ist es jedoch unmöglich, die genaue Abgrenzung der Anteile beider Keimblätter festzulegen. Wahrscheinlich vollzieht sich hier in dieser frühesten Anlage der Mundbucht ihre Vermischung (GRIEB, 1932). Zwischen Prosencephalon und Vorderdarm schiebt sich das lockere Zellmaterial des Mesoderms. Beiderseits des Mesencephalons und des Rhombencephalons, über der Region der Kiemenanlagen hat sich in der Grundschicht der Epidermis eine Ektodermleiste angelegt, deren laterale Partien gegen das Entoderm vorzuwachsen beginnen. Sie liefern den ektodermalen Anteil der Visceralspalten. Aus den medianen Partien, die eine viel stärkere Verdickung aufweisen, entstehen die Ohrplakoden, die aber auf dieser frühesten Stufe noch nicht mit Sicherheit abzugrenzen sind. Gleichzeitig mit dem Beginn der Zelleinwucherung von oben fängt auch das Material der entodermalen Kiemenanlagen an, sich seitlich zusammenzuschieben und bildet — als erstes Anzeichen seiner Auffaltung — einen nach dorsal vorspringenden Kiel. Die oberste Zellage differenziert sich dabei zu hohen Zylinderzellen. In der KUPFFER'schen Endblase ist ein Lumen aufgetreten.

Stadium D: 10—20 Somiten

Der im Innern der primären Augenblasen und des Prosencephalons gebildete Zentralkanal ermöglicht nun die Einstülpung zur sekundären Augenblase, dem Augenbecher. Gleichzeitig verengt sich auch die Verbindung zum Prosencephalon und wird zum Augenstiel. Die Linsenanlage lagert sich sodann dem Augenbecher als ektodermale Verdickung flach an. Die Ohrplakode, die sich über der zweiten Visceralspalte in der Ektodermleiste zu einem ovalen Körper epithelialisiert und abgegrenzt hat, beginnt sich von der Epidermis zu lösen und sich in das darunterliegende Mesoderm zu versenken. Im Innern bereitet sich das Lumen vor. Das Coelom des rechten und linken Kopfgebietes hat sich um ein beträchtliches

Stück erweitert und bildet nunmehr die paarige Anlage der Pericardialhöhle (AUBERT, 1854). Auch LEREBoullet (1862) weist schon darauf hin, dass der Herzbeutel früher als das Herz zur Anlage gelangt. Mit ihrer medianen, verdickten Umbiegungsstelle rücken nun die Seitenplatten zwischen Dotterentoderm und Kiemendarm gegen die Medianlinie vor. Gleichzeitig wandern Herzzellen jederseits zwischen Pericard und Darmblatt ventralwärts, bleiben dabei aber noch in kontinuierlicher Verbindung mit dem Kopfmesoderm. (ZIEGLER, 1887).

Im rostralen Rumpfgebiet hat die Bildung des WOLFF'schen Ganges eingesetzt. Die Übergangsstelle der Splanchno- in die Somatopleura ist stark verdickt und schnürt sich vom übrigen Teil der Seitenplatten ab.

Der Abschnürungsprozess schreitet von vorne nach hinten fort, rostral und caudal aber kommuniziert der WOLFF'sche Gang noch mit dem Coelom (ROSENBERG, 1867). Das sekundäre Entoderm ist im Kopfgebiet hinter den Augenanlagen zur Bildung des Kiemendarmes übergegangen und hat ein erstes und zweites Faltenpaar angelegt, das jederseits durch das Mesoderm des Kopfes hindurchwächst, um sich mit dem Ektoderm zu verbinden. Das erste Faltenpaar ist die Anlage der ersten Visceralspalte, die dem Spritzloch der Selachier homolog ist; die hinter ihr angelegte zweite Visceralspalte wird zur ersten Kiemenspalte.

Im übrigen ist der Kiemendarm zu einem flachen Rohr geschlossen, das in seinem ganzen Verlauf kein Lumen aufweist. Der Prozess der Abhebung des Keimes vom Dotter wird damit eingeleitet. Er hat bereits auf das angrenzende Rumpfgebiet übergegriffen, dessen rostraler Darmabschnitt ebenfalls zu einem kompakten Rohr zusammengeschoben ist.

Die Somiten folgen der Bewegung und rücken seitlich nach. Caudalwärts wird die Darmfalte flacher und verstreicht. Lediglich die Hypochorda gelangt zur Abschnürung; sie ist eine transitorische Bildung mancher Teleostier und geht aus den medianen Zellen des Entoderms hervor, die bei der Auffaltung den Scheitel der Darmfalte bilden und abgegliedert werden, ehe das Darmrohr sich vollends schliesst. Als dünner Strang — aus 3-4 Zellen im Querschnitt bestehend — wird sie der ventralen Kante der Chorda dicht angelagert.

Stadium E: 25—30 Somiten

Die Bildung des Zentralkanals hat sich bis ins Rhombencephalon ausgedehnt und schreitet caudalwärts weiter. In den Seitenwänden der Gehirnteile, hauptsächlich an deren innerer, dem Zentralkanal zugewandten Peripherie, treten zahlreiche Mitosen auf. Sie führen schliesslich zur Bildung der Rautengrube, die in Form kleiner, seitlicher Ausbuchtungen am Rhombencephalon sichtbar wird. Spinalganglien werden noch immer abgegliedert.

Durch die Tendenz des Prosencephalons, rostral auszuwachsen, erscheinen jetzt die Augenbecher caudal verlagert und die Augensteriele von ihrem Ursprungsort nach hinten abgedrängt. Der Unterschied in der Wandung der Augenblase, der sich bereits in Stadium D andeutete, manifestiert sich nun schärfer, indem sich die proximale Wand verdünnt, die distale an Mächtigkeit stark zunimmt. Aus ihr geht später die Retina hervor. Die Linse wuchert knospenartig in die Tiefe des Augenbeckers, ist aber noch auf breiter Basis mit der Grundsicht des Ektoderms in Verbindung, aus der sie hervorgegangen ist.

Rostral, im Winkel zwischen Prosencephalon und Augenbecher hat sich die Sinnesschicht des Ektoderms zur Riechplakode verdickt. Auch hier zieht die Deckschicht wie bei allen anderen ektodermalen Bildungen ohne Beteiligung über die Anlage hinweg. Morphologisch ohne Bedeutung, ist sie lediglich als Schutzhülle für den im Wasser sich entwickelnden Embryo aufzufassen (FROLIÉP, 1906; PETER, 1947).

Die Ohranlage höhlt sich zum Bläschen. Die Pericardplatten sind ventro-median nahe zusammengedrückt. Ihr einschichtig dünnes Epithel verdickt sich an der bereits verstärkten ventro-medianen Kante noch mehr. Die zwischen und unter den Pericardplatten liegenden Herzzellen sondern sich zu zartem Endothel und bereiten den Herzschnabel vor.

Während sich in der vordersten Rumpfregeion der Vornierengang vom Coelom abzutrennen beginnt, verdicken sich die lateralen Bezirke der Somatopleura in dieser Region sehr stark und formen sich zu einem Epithel hoher Zylinderzellen um. Sie stellen die früheste Differenzierung der Brustflosse, das sogenannte primäre Basale, dar. Direkt über dieser Anlage zieht die Ektodermleiste des Kopfgebietes weiter caudalwärts und wird zum Bildungsort

der Seitenlinie. Die Chordazellen beginnen sich zu vakuolisieren und zu typischen Blaszellen umzuformen. Bis kurz vor die KUPFFER'sche Endblase reicht die vom Entoderm abgeschnürte Hypochorda. Der Kiemendarm ist im Bereich des Ohrbläschens vom Dotter abgetrennt. Die Verbindung der Darmfalten mit der Ektodermleiste ist hergestellt und somit die erste und zweite Visceralspalte definitiv angelegt. Während die Wandung der ersten Spalte aus einschichtigem, kubischen Epithel besteht, haben sich die Zellen der Darmfalte, die die Wandung der zweiten Spalte bilden, zu hohen, fast spindelförmigen Zylinderzellen umgeformt. Sie reihen sich in kontinuierlicher Folge an die Zellen der Ektodermleiste und lassen keinerlei Abgrenzung mehr gegen sie erkennen. Auch hier gilt wahrscheinlich dasselbe, was schon für die Bildung der Mundbucht gesagt wurde (S. 377), dass bereits beim Kontakt des Ektoderms mit dem entodermalen Anteil eine Vermischung beider Elemente eintritt, die die Entstehung von ektodermalen Bildungen in der Mundhöhle (wie Zähne, Sinnesknospen) erklären würde (GRIEB, 1932). Auf rein histologischem Wege ist diese Vermischung jedoch nicht nachweisbar. Schon jetzt sei im Anschluss daran darauf hingewiesen, dass das Epithel der Anlagen der Visceralspalten über eine längere Zeit noch eindeutig einschichtig bleibt und erst kurz vor dem Auftreten eines Lumens eine doppelte Zellage ausgebildet wird.

Um die Lösung der Frage der Keimblattzugehörigkeit der Kiemen haben sich schon zahlreiche Autoren bemüht (GREIL 1906, H. MARCUS 1908, EKMANN 1913, E. MARCUS 1930, 31, 33, GERHARDT 1932, REISINGER 1933, LIEBERKIND 1937). Da es nicht Aufgabe vorliegender Arbeit ist, die diesbezüglichen Streitfragen eingehend zu erörtern, sei hier nur noch kurz vermerkt, dass E. MARCUS auf Grund experimenteller und mikroskopischer Untersuchungen bei Amphibien und Selachiern eine Umscheidung des entodermalen Vorderdarmes durch die vorwachsende, ektodermale Sinnesschicht konstatiert, die speziell bei den Amphibien auch die Visceraltaschen umgeben und sich bis zum Oesophagus ausdehnen soll. Seine Ergebnisse werden von REISINGER (1933) abgelehnt, der — ebenfalls bei den Amphibien — eine scharfe orale Ektoderm-Entodermgrenze findet, die sich bei Anuren ventral bis zum Foramen caecum, dorsal bis zur Gaumenfalte verschieben soll. Die Zweischichtigkeit des Vorderdarmepithels beruht nach REI-

SINGER nicht auf dem Vorwachsen einer ektodermalen, „visceralen Sinnesschicht“ (E. MARCUS), sondern lediglich auf einer Umordnung seiner entodermalen Zellen unter spärlichen Teilungen, ein Ergebnis, das durch Vitalfärbungs- und Transplantationsversuche gestützt wird. Doch nimmt er eine ekto-entodermale Vermischung des Vorderdarmepithels durch „Mesenchymzellen“ an, die diffus oder lokalisiert in das ursprünglich rein entodermale Epithel einwandern. Er konnte deren Zugehörigkeit zu dem den Neuralleisten entstammenden Mesektoderm durch histologische und experimentelle Befunde begründen.

Direkt hinter dem Kiemendarm kommt die Leber als kompakte, ventrale Wucherung des Darmepithels zur Anlage (LEREBOULLET 1862) und markiert im Sinne MAURERS (1906) die Grenze zwischen Rumpf- und Vorderdarm. Die ganze Vorderdarmanlage, wie auch der Teil des Rumpfdarmes, der sich zu einem Rohr zusammengeschoben hat, entbehren eines Lumens. Am caudalen Ende ist die KUPFFER'sche Blase noch vorhanden. Intermediärzellen, von ZIEGLER (1887) als gefäss- und blutbildende Zellen auch für den Hecht nachgewiesen, schieben sich zwischen Darmanlage und Hypochorda. (OELLACHER, 1873, bezeichnete als intermediäre Zellmasse einen undifferenzierten Zellstreifen zwischen Ursegment und Seitenplatten, der ausser beim Hecht auch noch beim Lachs und einigen anderen Knochenfischen vorkommt. Da nach ZIEGLER, 1902, nichts anderes als ein Gefäss daraus hervorgeht, braucht ihr bei vergleichender Betrachtung der Differentiation der Keimblätter keine grosse Bedeutung beigelegt zu werden.)

Stadium F: 30—35 Somiten.

Am Dach des Prosencephalons hat sich die unpaare Epiphyse abgegliedert. Gleichzeitig erscheint als zellige Verdickung des Munddaches unter dem Infundibulum die Anlage der Hypophyse. Sie liegt deutlich eine Strecke weit h i n t e r der als Rachenhaut bezeichneten Übergangsstelle des Darmentoderms in die ektodermale Sinnesschicht der Epidermis (s. Stad. H, Abb. 11). Dies würde im Gegensatz stehen zu den Befunden bei anderen Teleostiern. HALLER (1896), GÖPPERT (1906) geben für die Forelle eine ekto-dermale Entstehung dieses Organes an, indem sie es aus einer v o r der Rachenhaut gelegenen Verdickung des Ektoderms hervorgehen

lassen. Auch bei Selachiern und Ganoiden entsteht die Hypophyse ektodermal.

Es ist in unserem Falle jedoch unmöglich, eine absolute Entscheidung über die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Keimblatt zu treffen, da ja keine sichere Abgrenzung zwischen ekto- und entodermalen Anteil besteht. Allein aus der Lagebeziehung geschlossen, müsste man eine entodermale Entstehung annehmen.

Die Pericardialplatten, die sich median aneinandergelegt haben und die primitive Herzanlage zwischen sich fassen, verschmelzen rostral und caudal vom Herzen zu einer einheitlichen Pericardialhöhle. Dadurch wird das Epithel rings um die Herzanlage vom übrigen Pericard getrennt und bildet eine selbständige Wandung, die später zur eigentlichen Muskelschicht des Herzens wird. Innerhalb dieser Umgrenzung haben sich die Herzzellen zu einem zarten, schräg von links ventral nach rechts dorsal aufsteigenden Endothelschlauch geordnet, dessen Wandungen noch dicht aufeinanderliegen. (Solider Herzconus, LEREBoullet 1854, 1862; AUBERT 1854.)

Die Intermediärzellen des vorderen Rumpfmesoderms sind zur Bildung der Aorta und der beiden Cardinalvenen übergegangen. Aus den restlichen, nicht zum Bau der Endothelwände herangezogenen Zellen entstehen Blutkörperchen. Diese entstammen also nicht, wie GENSCH (1882) irrtümlicherweise angab, aus dem Parablast (Dotterentoderm), aus dem sie durch Teilung und Sprossung hervorgehen sollten, sondern aus dem Mesoderm. An dem immer noch kompakten Vorderdarm sind drei Visceralspalten angelegt. Die sonst einschichtige, aus kubischem Epithel bestehende Darmwand ist besonders bei der zweiten und dritten Anlage stark verdickt und in reger Zellvermehrung begriffen. Dennoch bleiben die Zellen deutlich epithelial geordnet und streng vom umgebenden Mesoderm gesondert und gehen in kontinuierlicher Folge ohne Abgrenzung in die Grundschicht des Ektoderms über.

Hinter der kompakten Leberanlage bildet die Darmanlage ein rundes Rohr ohne Lumen, das im caudalen Rumpfgebiet in eine offene, steil aufsteigende Falte übergeht. Beim Übergang in den frei über den Dotter vorwachsenden Schwanzteil gewinnt sie eine breite Basis und schnürt dorso-median die Hypochorda ab. Von der KUPFFER'schen Endblase ist keine Spur mehr zu finden. Im Gegensatz zum Rumpfgebiet wird das Entoderm im freien Schwanzteil als kompakter, nicht epithelialisierter Strang angelegt. Unter

ihm liegt eine lockere, indifferente Zellmasse, die mit ihren lateralen Enden an die ventralen Kanten der Somiten angrenzt. Sie gliedert sich im weiteren Verlauf der Entwicklung lateral in die beiden Urnierengänge, median in mesenchymatisches Bindegewebe, das den Enddarm umgibt und die spätere Muskelschicht liefert. In der Schwanzspitze vereinigt sich zuerst das Entoderm, dann das Mesoderm der Chorda und Somiten mit der indifferenten Zellmasse des Schwanzes, mit der auch zuletzt das Material des Rückenmarkes verschmilzt.

Stadium G: 35—45 Somiten.

Während die Linse noch mit einem ganz dünnen Stiel am Ektoderm hängt, löst sich die Ohranlage vollends von ihrem Ursprungsort los. Das Innere der Chorda ist von grossen Blaszellen erfüllt, deren Kerne an die Peripherie gedrängt werden.

Die Seitenplatten legen sich im Rumpfgebiet lateral der Darmwand an, um sie zu umschneiden. Doch ist es bis jetzt weder zu einer dorsalen noch zu einer ventralen Vereinigung gekommen. Hinter dem dritten Urwirbel erscheint das blinde Ende der Vornierenkammer, die sich caudalwärts über den vierten und fünften Somiten erstreckt. Mit der lateralen Ausbreitung der Seitenplatten über die Dottersackoberfläche setzt auch eine Einwanderung zahlreicher mesodermaler Zellen ein, die sich über die ganze Oberfläche zwischen Dotterentoblast und Epidermis lose zerstreuen. Sie entstammen (nach ZIEGLER 1887) den unterhalb der visceralen Pericardialplatten gelegenen, restlichen Mesodermzellen, die zur Bildung des Herzendothels nicht mehr herangezogen wurden. Nach ZIEGLER besteht zwischen den ersten Blutkörperchen, die sich von den Intermediärzellen herleiten, und diesen Wanderzellen prinzipiell kein Unterschied. Sie sollen sich zum grössten Teil zu Pigmentzellen umwandeln.

Von der ventro-lateralen Kante der ersten bis fünften Somiten ziehen fünf Muskelknospen zur Anlage des primären Basale der Brustflosse (S. 379), während eine sechste Knospe sich differenziert.

An der frei über den Dotter hervorwachsenden Schwanzspitze wird durch das Aneinanderlegen der Epidermis zu einer geringen Epithelleiste die Anlage des protocerken Flossensaumes in der dorsalen und ventralen Medianlinie eingeleitet.

Im vorderen Rumpfdarm wächst die Leber nach der linken Seite

zu aus. Ihrem caudalen Ende gegenüber legt sich in Form einer massiven Wucherung des Darmepithels der dorsale Anteil des Pancreas an. Hinter der Leber-Pancreaszone treten in dem soliden Darmrohr, dessen Wandung aus einschichtigem Epithel kubischer Zellen aufgebaut ist, spaltförmige Lumina auf. Im mittleren Rumpfabschnitt flacht das Rohr zuerst ventral, schliesslich auch dorsal ab und verliert sein Lumen vollständig. Von der Leberanlage bis zur caudalen Grenze des Dottersacks liegt der Darm dem Dotter noch unmittelbar auf. Er zieht — im Bereich des freien Schwanzteils — als kompakter, runder Zellstrang dahin, um am caudalen Ende in die indifferente Zellmasse einzumünden, in der auch Mesoderm und Neuralrohr miteinander verschmelzen. Aus dem lockeren Gewebe, das im vorhergehenden Stadium ventral vom Schwanzdarm anzutreffen war, haben sich kompakte Urnierengänge abgegliedert. Kurz hinter dem caudalen Ende des Dottersacks zweigt ventral ein undeutlicher Zellstrang vom Schwanzdarm ab und zieht median zwischen den beiden Urnierengängen nach hinten, verdickt sich dort, wo er zur Epidermis der ventralen Körperseite abbiegt, relativ stark und bildet die kompakte Anlage des Afters. Die Bildung des Enddarmes ist eingeleitet. Auf der Strecke der doppelten Darmanlage weist der dorsal liegende Schwanzdarm schon Anzeichen einer bald einsetzenden Reduktion auf. Er ist hier — im Gegensatz zu seinem caudalen Verlauf — ganz schwach ausgebildet.

Stadium H: 45—55 Somiten (vgl. H, Abb. 11, p. 416).

Die Linse hat sich nun gänzlich von der Epidermis abgelöst und spaltet sich innerlich in Faser- und Epithelteil. Rostral vor den Augen legen sich beidseitig die Felder der Haftorgane an. KEHRLI (1934) beschreibt sie bei frisch geschlüpften Exemplaren kurz als eine paarige Verdickung der Epidermis, die sich aus grossen, ovalen Zellen mit kleinem, zentralem Kern zusammensetzt und zottenartige Falten bildet. Im Bereich der Riechgruben sind beide Anlagen median voneinander getrennt, während sie sich caudalwärts berühren. Aus der Darstellung von SCHINDLER (1935) geht auch nicht eindeutig hervor, welche Schicht zur Bildung der Drüsenzzone herangezogen wird. Er betrachtet wie KEHRLI die gesamte Epidermis als Bildungsort der Haftorgane, an deren Aufbau drei verschiedene Zellarten sich beteiligen sollen: zylinder- bis

kolbenförmige Zellen, becherförmige Zellen mit Körnchenmasse — prall mit Schleim gefüllt, bei denen es unentschieden bleibt, ob sie eine besondere Zellart darstellen oder Zellen sind, deren Turgor verlorengegangen ist, und schliesslich abgerundete, nur mit Körnchenmasse gefüllte Zellen, die als abgestorben betrachtet werden.

Bei genauerer Untersuchung erkennt man jedoch, dass sich nur die Deckschicht der Epidermis zu einem einfachen, sezernierenden Epithel differenziert und die Grundsicht an dieser Anlage unbeteteiligt bleibt, ein Bildungstyp, den JONES (cit. nach ILG, 1952) nur für Anuren zutreffend hält, während er für die Teleostier die untere, ektodermale Schicht als Bildungsort der Haftorgane annimmt. Durch unseren Befund erhält die von LIEBERKIND (1937) vertretene Ansicht, dass die Anamnierhaftorgane konvergente Bildungen polyphyletischer Herkunft seien, eine Stütze.

Bei voller Ausbildung dieser paarigen Haftorgane (s. Abb. 29, p. 438) setzt sich das Epithel, welches die Zone der Haftsekretbildung überzieht, fast ausschliesslich aus kolbenförmigen Zylinderzellen merokriner Natur zusammen; diese Zellen bringen offensichtlich das Haftsekret hervor, welches sich mit Mucicarmin nicht, mit Mallory intensiv blau färbt (SCHINDLER 1935).

Das abgegebene Haftsekret legt sich als eine sehr zähe, amorphe, in fixiertem Zustand fasrige Masse über die Drüsenpolster und lässt sich zu einem langen Sekretfaden ausziehen, wie auf Abb. 7, p. 396, ersichtlich ist. Die Fähigkeit, Haftsekret zu bilden, dehnt sich auch auf die Zwischenzone zwischen den beiden Polstern aus. Hier sind die Zellen der obersten Epidermisschicht bereits von kubischem Format, stellen aber doch noch den gleichen Zelltypus dar, da sie durch einen kolben- bis kuppenförmigen Aufsatz ausgezeichnet sind, der Sekretstoff abgibt. Zwischen diesen dominierenden, kolbenförmigen bis kubischen Zylinderzellen treten relativ selten, besonders an den lateralen Rändern der Haftdrüsenpolster auch schleimbildende, mit Mucicarmin anfärbbare Becherzellen auf, die — im Gegensatz zu den Zylinderzellen — eine Oeffnung nach aussen aufweisen. Sie sind mit den typischen Becherzellen der normalen Epidermis identisch. Unregelmässig zerstreut und relativ selten treten daneben noch kleinere und grössere, kugelige Vakuolen im Gewebe der Haftdrüsen auf. Sie können oft auch fehlen. Nach Bau, Inhalt und Färbung gleichen sie ganz jenen dotterhaltigen Vakuolen, die schon in den frühesten, embryonalen Stadien im ganzen Keim

zerstreut sind und besonders an Stellen intensiven Wachstums und Orten der Neubildung angehäuft erscheinen (so z. B. im Dotterentoderm unter der Wachstumszone des Schwanzes). Die Arbeit von ILG (1952) fügt zu den Befunden SCHINDLERS keine neuen Ergebnisse über den Bau und die Entstehung des Haftorganes bei *Esor lucius* hinzu. Sie deutet darauf hin, dass — im Gegensatz zu den Haftorganen bei adulten Fischen — diejenigen der Embryonen alle Drüsencharakter haben, in frühen Stadien funktionstüchtig sind und im Lauf der Entwicklung atrophieren.

Am Boden der Ohrblase hat sich rostral-median der erste Otolith gebildet (LEREBOULLET 1862). Die Zellen der Riechplakode differenzieren sich zu Sinneszellen und ordnen sich zu einer kleinen Grube an, über deren Vertiefung die noch intakte Deckschicht der Epidermis hinwegzieht. Die Nervenverbindung mit dem Vorderhirn ist hergestellt. Die Seitenplatten vereinigen sich dorsal und ventral hinter der Leberanlage und schnüren den Darm vom Dotter ab. Die Leber bleibt am längsten in unmittelbarem Kontakt mit dem Dottersack, da sie die Aufgabe seiner Resorption übernimmt, sobald sie den dafür notwendigen Differenzierungsgrad erreicht hat. (PORTMANN und METZNER 1929.)

In den Somiten setzt die Differenzierung der Muskelfibrillen ein. Die Wandungen der vier angelegten Visceralspalten bestehen aus einschichtig-kubischem Epithel und liegen dicht aufeinander. Ein bis zur caudalen Dottergrenze durchgängiges Lumen tritt erst im Rumpfdarm auf, das in der Gegend der Leberanlage am weitesten ausgebildet ist, caudalwärts sich verjüngt und im letzten Darmabschnitt schliesslich schwindet. Die charakteristische Torsion des rostralen Rumpfdarmes um 90° hat eingesetzt und ist bereits soweit fortgeschritten, das die ventral angelegte Leber von links, der dorsal entstandene Pancreas von rechts in den Darm münden. Die Achsendrehung des Darmrohres erfolgt also — wenn die Rostralseite des Schnittes gegen den Beschauer gerichtet ist — von links nach rechts, d. h. im entgegengesetzten Sinne der Drehung des Uhrzeigers. In der Ontogenese nur kurze Zeit nachweisbar, stellt sie eine letzte Spur der Spiraldrehung dar, die sich von den Selachiern an aufwärts bis zu den Säugetieren konstant festlegen lässt (ANDERS 1925).

Nach ANDERS ist stets nur das Prinzip der Darmdrehung von rechts nach links (also im Sinne der Drehung des Uhrzeigers) in

der ganzen Wirbeltierreihe zu verfolgen, von dem allein der Befund bei den Reptilien eine Ausnahme machen würde (nach JANOSIK und BRACHET, cit. nach MAURER im HERTWIG'schen Handbuch, 2. Bd., 1. T., p. 204). Hier soll die Achsendrehung wie beim Hecht von links nach rechts erfolgen. Da selbst bei den Knochenfischen (Salmoniden) eine Torsion nach dem allgemeinen Prinzip (von rechts nach links) beobachtet wurde (GÖPPERT 1893), würde der Befund bei *Esox lucius* wie bei den Reptilien von allen Tierklassen abweichen.

Der Enddarm durchmisst ungefähr die halbe Länge des freien Schwanzteiles, biegt dann ventralwärts ab und erreicht als kompaktes, verdicktes Endstück den Rand des Flossensaumes. Im äussersten, distalen Abschnitt dieser Anlage tritt ein geringes Lumen auf, das die nur kurze Zeit persistierende Kloakenhöhle repräsentiert. Die in ihrer caudalen Region zwar epithelialisierten, aber kein Lumen aufweisenden Urnierengänge ziehen eng dem Darm entlang, biegen ebenfalls ventralwärts ab und legen sich rechts und links dem Endstück des Darmes an der Stelle an, wo das Lumen auftritt. Kurz zuvor gewinnen sie selbst eine geringe, spaltförmige Lichtung, werden aber an ihrer Einmündungsstelle in die Kloake wieder kompakt. Hinter der Anlage des Afters zieht der Schwanzdarm weiter, um sich in der indifferenten Zellmasse der Schwanzspitze zu verlieren. Seine Resorption hat im rostralen Abschnitt begonnen und setzt sich nach hinten fort.

Stadium J: 55—60 Somiten.

Das Zylinderepithel der Haftorgane beginnt sich über der einförmigen Grundschrift in Falten aufzuwerfen. Der distale Teil der Zellen hebt sich durch intensivere Färbung vom basal gelagerten Kern und der Grundschrift der Epidermis deutlich ab.

Über den mesenchymatischen Hügel der Brustflossenanlage beginnt sich die Epidermis in ihrer Gesamtheit zu einer Epithelfalte zusammenzuschieben, ähnlich wie bei der Bildung des Flossensaumes.

Im dorsalen Mesenterium des vorderen und mittleren Darmabschnittes fallen die durch besondere Grösse ausgezeichneten Urkeimzellen auf, die sich an der Stelle der späteren Gonaden in zwei Längsreihen anzuordnen beginnen. Die fünf Paar Visceralspalten, die im Kiemendarm nun angelegt sind, weisen mit Aus-

nahme der letzten, noch in intensivem Wachstum begriffenen Anlage, ein eindeutig einschichtiges Epithel auf. Im Kopfdarm ist noch kein Lumen zu erkennen.

Durch die Erweiterung des in Stadium H angelegten Spaltes ist die Leber in ihrem rostralen Abschnitt zu einem Divertikel des Darmes geworden, das — auf der linken Körperseite liegend — sich stark nach oben krümmt. Sie beginnt sich bereits von vorne her vom Darm abzuschnüren. In ihrem caudalen Teil wird sie zu einer mehr oder weniger kompakten, sich verzweigenden Anlage, die vereinzelt kleine, spaltförmige Lumina besitzt.

An der dorsalen, jetzt rechts liegenden Darmseite zeigt sich in Höhe der rostralen Leberanlage eine kleine, unscheinbare Epithelknospe, die die früheste, kompakte Anlage der Schwimmblase darstellt. Ebenso unscheinbar sind zwei Wucherungen der ventralen, nach links verlagerten Darmwand, die unmittelbar hinter dem caudalen Ende der Leber in Erscheinung treten. Es sind die ersten Spuren der paarigen, ventralen Pancreasanlage, die von den Teleostiern an aufwärts in der Ontogenese aller Wirbeltiere feststellbar ist (ANDERS 1925). Sie tritt jedoch zu einer Zeit auf, da sich die Leber noch in einem sehr frühen Entwicklungsstadium befindet und noch kein eigentlicher Ausführgang existiert. Sie nimmt also nicht wie bei der Forelle (GÖPPERT 1893) ihren Ursprung aus dem durch Abschnürung entstandenen primären Lebergang, der dadurch zum Ductus choledochus wird. Ihre, dem caudalen Lebergebiet direkt benachbarte, aber von diesem gesonderte Ursprungsstelle liegt der Mündungsstelle des Pancreas dorsalis gegenüber.

Zu dieser Zeit beginnt das Epithel des Rumpfdarmes mehrschichtig zu werden. Das hinter der Kiemenregion auftretende Lumen erweitert sich in der Leber-Pancreaszone, um caudalwärts wieder zu verstreichen. Im mittleren Darmabschnitt ist kein Lumen mehr zu finden. Die immer noch kompakte, caudale Darmanlage geht in die dorsale, ebenfalls kompakte Anlage der Kloake über. Deren distale Partie, die bereits in Stadium H ein kleines Lumen aufwies, hat sich zu einer Röhre verlängert, deren Ende der Epidermis des Flossensaumes direkt auflagert. Das Epithel der Röhre ist einschichtig. Die beiden Urnierengänge, die im caudalen Abschnitt ihr porenförmiges Lumen ebenfalls eingebüsst haben, verschmelzen mit dem Gewebe der dorsalen, kompakten Kloaken-

region. Kurz vor ihrer Einmündung tritt nochmals ein äusserst schmales schlitzförmiges Lumen auf, das aber noch vor dem Eintritt in die Kloake wieder verschwindet.

Stadium K (früh): 66 Somiten.

Neben dem rostralen, jetzt mehr an die Aussenwand der Ohrblase verlagerten Otolithen wird ein zweiter Otolith bemerkbar, der mehr caudal der Innenwand angelagert ist. Die Hypophyse persistiert als scheibenförmige Verdickung des dorsalen Mundepithels, dem Boden des Infundibulums dicht anliegend.

Die Brustflosse zeigt median über der mesodermalen Anlage eine deutliche Epithelfalte.

In den beiden dorsal zusammengedrückten Vornierenkammern setzt jederseits durch Vorwölben der medianen Wandung die Glomerulusbildung ein. Die Muskulatur der Somiten zeigt deutliche Querstreifung.

Am Kiemendarm tritt das sechste Paar von Visceralspalten in Erscheinung. Caudal hinter der Hypophysenanlage beginnt die Verdoppelung der einschichtigen, dicht aufeinanderliegenden Wandungen des Darmepithels durch Abgabe von Zellen nach innen. Der im medianen Teil des Kiemendarmes einsetzende Prozess schreitet beiderseits der Innenwand der Kiemenbogen entlang caudalwärts und breitet sich von diesen Einzugsgebieten lateralwärts auf die angrenzenden Regionen aus. Erst dort, wo die ins Innere abgegebenen Zellen sich allmählich zu einem Epithel ordnen, tritt ein Lumen auf. Die noch längere Zeit einschichtig und verschlossen bleibenden, distalen Partien der Visceralspalten und der Mundbucht beweisen eindeutig, dass diese Verdoppelung nicht durch ein Einwandern der ektodermalen Grundschrift verursacht wird, sondern einen von innen nach aussen fortschreitenden Prozess darstellt.

Der Rumpfdarm beschreibt in der Gegend des hepato-pancreatischen Ringes eine leichte, durch das Wachstum der Anhangsdrüsen bedingte, s-förmige Kurve, indem er median ins Rumpfgebiet einziehend durch die Leber zuerst nach rechts abgedrängt wird, um sich schliesslich in der Zone des *Pancreas dorsalis* auf die linke Körperseite zu verlagern.

Die Leber hat sich rostral vollständig vom Rumpf abgetrennt und gewinnt erst wieder kurz vor Abgang der Schwimmblasen-

anlage eine offene Verbindung mit dem Darmlumen. Das unmittelbar hinter dem caudalen Ende der Leberanlage entspringende *Pancreas ventralis* hat sich zu zwei stummelförmigen Zapfen verlängert, von denen der links gelagerte infolge der Torsion des Darmes nach dorsal, der rechts angelegte nach ventral sich erstreckt. Annähernd auf gleicher Höhe, um ein geringes caudalwärts verschoben, mündet das kompakte *Pancreas dorsalis* rechts in den Darm. Die Schwimmblasenanlage ist zu einem kleinen Darmdivertikel ausgewachsen. Während das Epithel des rostralen Rumpfdarmes noch einschichtig bleibt, setzt hinter dem *Pancreas dorsalis* eine bedeutende Zellvermehrung ein, die die regelmässige Schichtung des kubischen Epithels bis hinter die caudale Dottergrenze vollständig aufhebt. Im Schwanz zieht der Darm als einschichtiges Epithelrohr mit geringem Lumen bis zur Kloake, biegt dann ventralwärts ein und endet blind auf halber Höhe der Kloakenanlage. Der caudal angrenzende, kompakte proximale Teil der Kloake mit der paarigen Einmündungsstelle der Harnleiter beginnt sich vom blinden Ende des Darmes abzuschnüren. Das im Innern sich vorbereitende, spaltförmige Lumen breitet sich einerseits auf die noch verschlossenen Ureter, andererseits ventral aus, um mit dem schon bestehenden Lumen der distalen, röhrenförmig ausgezogenen Kloakenanlage in Verbindung zu treten.

Stadium K (spät):

In der Brustflossenanlage differenziert sich median ein Knorpelstab, dessen verbreiterte Basis die Anlage der Schultergürtelhälfte darstellt, während der distale Teil die Anlage für das Skelett der Brustflosse bildet (SWIRSKI 1880).

Das Zylinderepithel der Haftorgane hat sich zu hohen Faltenzügen aufgeworfen. (Abb. 28, p. 437.) Während sich in der Epidermis zerstreut über die gesamte Körperoberfläche die ersten Becherzellen differenzieren, findet man von den einzelligen Hautdrüsen, die bei *Salmo irideus* und *Carassius auratus* die Eischale fermentativ abbauen (WINTREBERT 1912), keine Spur. Sie scheinen beim Hecht zu fehlen.

Der primitive Herzschlauch zerfällt durch eine Einschnürung deutlich in ein Atrium und einen Ventrikel, der sich bei seinem Eintritt in den Kopf zu einem kurzen *Truncus arteriosus* verengt. (LEREBOULLET 1862.)

Im dorsalen Mesenterium des Darmes finden sich Urkeimzellen bis in die Analregion. Während die Glomerulusbildung der Vornierenkammern weiter fortschreitet, legen sich die Ureter in ihrem rostralen Abschnitt in Windungen.

Am Kiemendarm greift die Verdoppelung des Epithels und die damit einhergehende Lumenbildung weiter um sich. Indessen wächst der Hyoidbogen zum Operkel aus.

Hinter der Einmündungsstelle der Schwimmblase in den vorderen Rumpfdarm steht die Leber noch in weit offener Darmverbindung, erfährt aber in ihrem caudalsten Teil, ca 14 μ von der ventralen Pancreasanlage entfernt, eine Abschnürung vom Darm, die sich in rostraler Richtung fortsetzt. Die durch die Torsion des Darmes auf die linke Körperseite verlagerte, rechte Anlage des Pancreas ventralis wächst unter dem Darmrohr hindurch und verbindet sich mit der dorsalen Pancreasanlage. Letztere jedoch hat ihren Kontakt mit dem Darmepithel nicht restlos aufgegeben. Es besteht noch eine dünne, kompakte Zellbrücke zum Ursprungs-ort.

Das Darmepithel — abgesehen von seiner rostralen Zone — hat sich in seinem ganzen Verlauf beträchtlich verdickt und besteht aus zwei bis drei unregelmässig geschichteten Zellagen. Eine dünne, ein bis zwei Zellschichten umfassende mesenchymatische Hülle umgibt den ganzen Darm, der bis zu seinem caudalen Ende ein stark erweitertes Lumen aufweist. Aus der Vereinigung der Lumina des proximalen und distalen Kloakenabschnittes ist die primitive Harnblase entstanden, die mit den ebenfalls vollständig durchgängig gewordenen Uretern in offener Verbindung steht.

Die Feinheit des porenförmigen Lumens der an den Rand des Flossensaumes ziehenden Harnröhre lässt auf diesem frühen Stadium keine sichere Entscheidung zu, ob bereits ein Durchbruch nach aussen erfolgt ist. Doch ist mit Sicherheit zu sagen, dass der ektodermale Anteil an der Bildung des Porus sehr gering ist.

LEREBOULLET (1862) hat das Auftreten der Harnblase hinter dem Enddarm beobachtet und beschreibt sie als terminale Erweiterung des Ureters.

ROSENBERG (1867) konnte infolge technischer Schwierigkeiten (gekrümmtes Hinterende des Embryo) die caudale Abschnürung der Urnierengänge und die erste Anlage der Kloake nicht verfolgen. Er erwähnt aber in einem etwas späteren Stadium das Vorhanden-

sein einer Harnblase, die er sich aus dem Zusammenfließen der caudalen Ureter entstanden denkt. Sie weist bereits eine Mündung nach aussen auf, doch ist ihm der Durchbruch selbst unbekannt geblieben.

Im caudalsten Abschnitt der Schwanzes persistiert der letzte Rest des Schwanzdarmes.

3. *Das Verhalten des Embryo.*

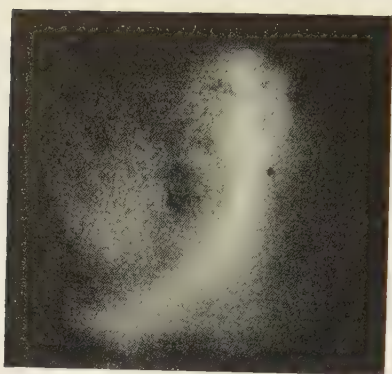
Die ersten Bewegungen des Hechteies werden durch Rotationsbewegungen des Dotters ausgelöst, die zwei bis drei Stunden nach der Befruchtung zum ersten Mal auftreten und für die kontraktile Eigenschaften des Dotters verantwortlich zu machen sind. (REICHERT 1857, LINDROTH 1946.)

Die durch die Rotationsbewegungen ausgelösten Formveränderungen sind nach LINDROTH — wenngleich auch schwächer — auch an unbefruchteten Eiern zu beobachten. Bis zum Stadium H lassen sich die Kontraktionserscheinungen verfolgen; sie haben aber bis dahin an Intensität so abgenommen, dass sie kaum mehr nachweisbar sind. Offenbar hemmt die Reibung zwischen Eischale und Embryo die Rotationsbewegungen, die zudem von den nun einsetzenden Muskelbewegungen überlagert werden (LINDROTH 1946). Diese bereits in Stadium G auftretenden Zuckungen des Rumpfes erscheinen zuerst in grossen Intervallen (2—3/Viertelstunde), werden aber mit fortschreitender Entwicklung stärker und häufiger. Die ersten wahrnehmbaren Herzschläge fallen in eine Zeit, in der vorerst nur ein solider Herzconus vorhanden ist (Stadium F). Schon LEREBoullet (1862) und Aubert (1856) beobachteten, dass die Herzkontraktionen bereits vor dem Hohlwerden und vor Eintritt der Blutzirkulation auftreten.

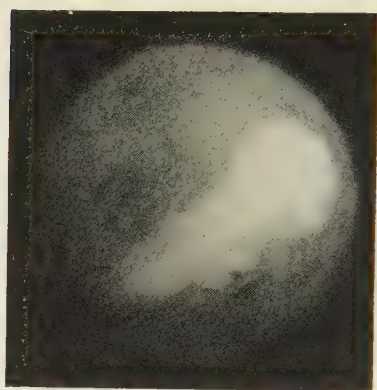
In Stadium J strömen zum ersten Mal farblose Blutkörperchen über den Dottersack zum Herzen. Die Zuckungen des Rumpfes haben sich zu dieser Zeit auf 3—5/Minute vermehrt. Rote Blutkörperchen treten erst in Stadium K in Erscheinung.

Zu den Lageveränderungen des Schwanzes, die zu Drehbewegungen des ganzen Keimes führen (LEREBoullet 1862, Schnellbewegungen nach WUNDER 1935), kommen kurz vor dem Schlüpfen eigenartige, langanhaltende Zitterbewegungen des Kopfes und Schwanzes und ein Stemmen des Embryo gegen die sehr dünn und

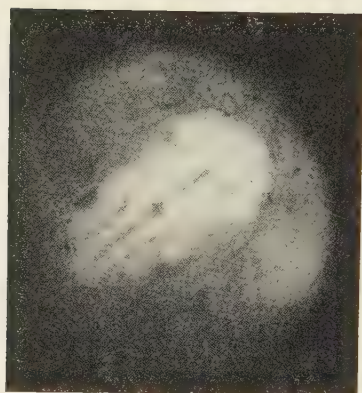
brüchig gewordene Eischale, denen lange Ruhepausen folgen. WUNDER (1935) hat beim Karpfen auch die drei verschiedenen, hintereinander auftretenden Bewegungsarten festgestellt, die schliesslich an irgendeiner Stelle zum Reißen der Eikapsel führen. Nach HARDER (1953) ist auch anzunehmen, dass der Schlüpfvorgang durch den steigenden Gewebsdruck der Chorda zumindest eingeleitet, wenn nicht im ganzen bewerkstelligt wird. Beim normalen Schlüpfvorgang dringen zuerst der Kopf und die vordere Partie des Dottersackes hervor (Abb. 6, p. 396). Meist verharret der Embryo in dieser Lage längere Zeit, um schliesslich mit intermittierenden Schlängel- und Schwimmbewegungen sich gänzlich aus der Eihülle zu befreien. Zuweilen kann das Schlüpfen aber auch durch Austreten des Schwanzes oder des Dottersackes aus der Eikapsel eingeleitet werden. Während sich die ersteren zu normalen Jungfischen entwickeln, sterben die letzteren meistens ab (LINDROTH 1946). Vermittelst paariger, vor den Augen liegender Haftorgane, die bei Wasserzutritt in Tätigkeit treten (WUNDER 1935), heftet sich der Jungfisch meist schon kurz nach dem Schlüpfen an beliebigen Stellen seiner Umgebung an (Wasserpflanzen etc., sogar Wasseroberfläche; Abb. 7, p. 396). Zuweilen verharret er auch in einem Zustand völliger Immobilität am Boden, um sich erst später anzuheften (LEREBOULLET 1862, KEHRLI 1934, SCHINDLER 1935). Hiermit beginnt die Ruhephase der postembryonalen Periode.



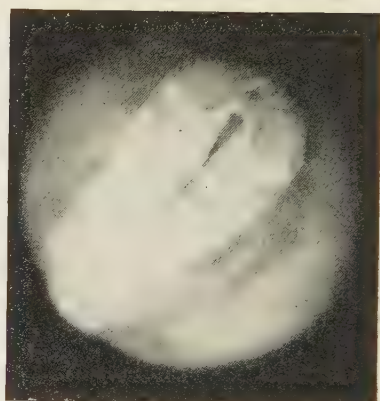
Stadium B



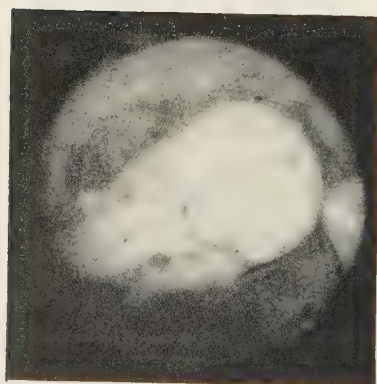
Stadium D



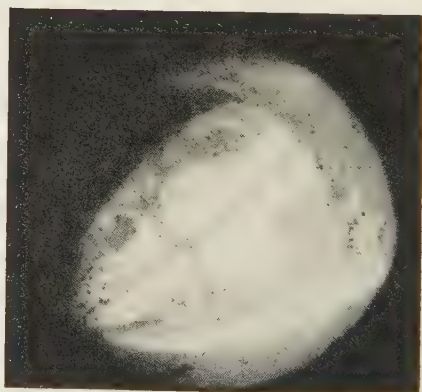
Stadium F



Stadium H



Stadium J



Stadium K

ABB. 4. .

Embryonalphase, Mikrophotos, Vergr. $18\frac{1}{2}$: 1.

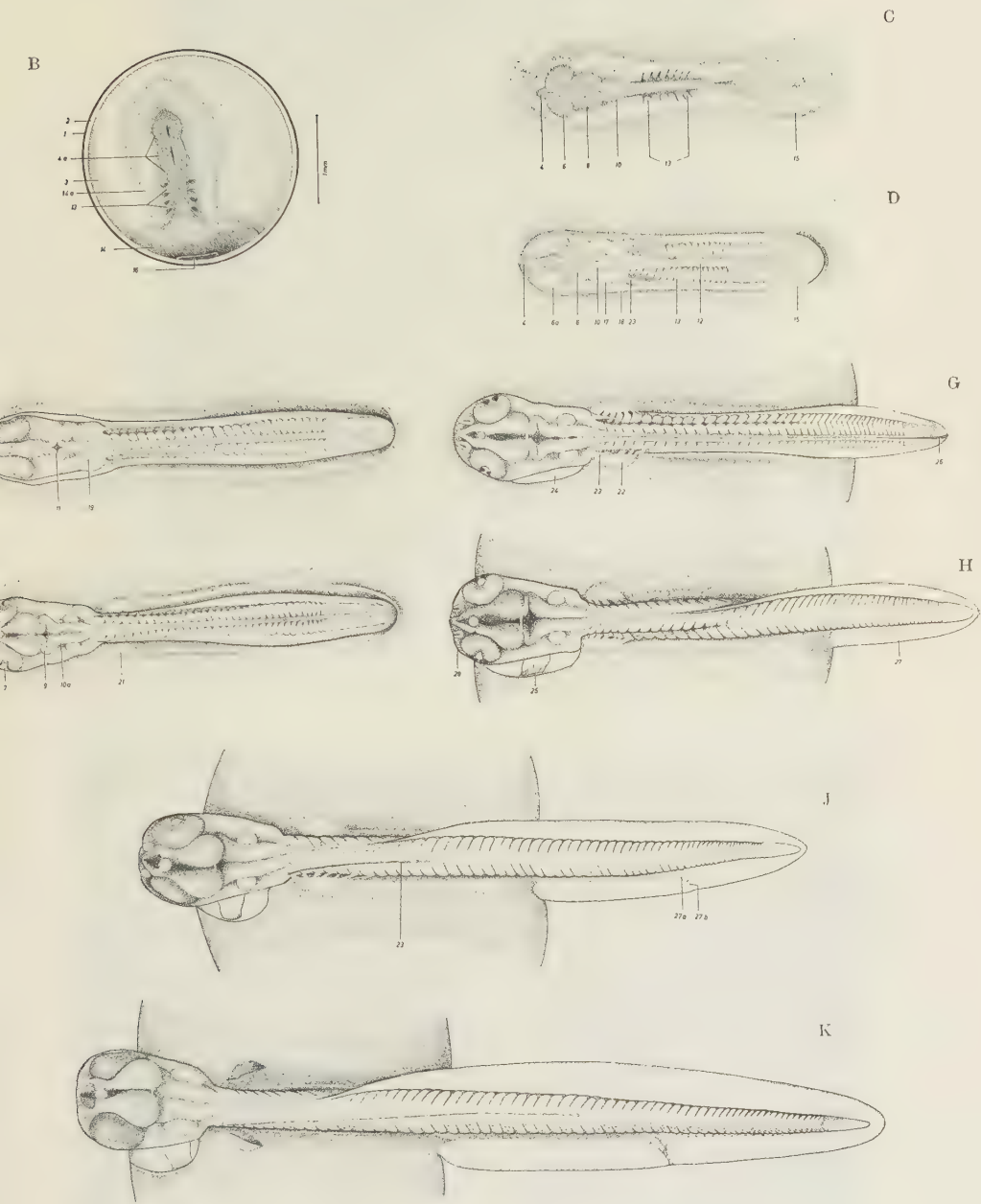


ABB. 5.
Stadien B—K der Embryonalphase.

1) Eischale. — 2) Perivitelliner Raum. — 3) Dotter. — 4) Prosencephalon. — 4 a) Primitive Gehirn-
mitte mit Pros-, Mes- und Rhombencephalon. — 5) Epiphyse. — 6) Augenanlage. — 6 a) Augenbecher. —
7) Linse. — 8) Mesencephalon. — 9) Metencephalon. — 10) Rhombencephalon. — 10 a) Myelencephalon. —
11) Anlage der Rautengrube und der Rautenohren. — 12) Rückenmark. — 13) Somiten. — 14) Undifferenziertes
Zellmaterial des Schwanzes. — 14 a) Embryonalsaum. — 15) Undifferenziertes Zellmaterial des Schwanz-
kopfes (n. Ziegler). — 16) Blastoporus. — 17) Anlage des Hyoidbogens. — 18) Anlage des dritten Visceralbogens
und der folgenden. — 19) Ohranlage. — 20) Riechplakode. — 21) Anlage der Brustflosse. — 22) Muskelknospen.
— 23) Anlage der Seitenlinie. — 24) Pericard. — 25) Primitiver Herzschlauch. — 26) Anlage des Flossensaumes.
— 27) Anlage der Kloake. — 27 a) Blindes Endstück des Rumpfdarmes. — 27 b) Harnröhre. — 28) Anlage
der Hautdrüsen.



ABB. 6. — Normaler Schlüpfvorgang. Mikrophoto, Vergr. $18\frac{1}{2}$: 1.



ABB. 7. — Hängender Jungfisch. Mikrophoto, Vergr. 8: 1.

II. MORPHOLOGIE DER POSTEMBRYONALPHASE.

A. Anheftungsphase.

1. *Äußere Charakterisierung der Stadien 1—4.*

(vergl. hierzu Abb. 10, 1—4, p. 415.)

Stadium 1 (kurz nach dem Schlüpfen):

Das Mittelhirn bildet die Kopfspitze. Die typische, s-förmige Krümmung des Junghechtes in der Sagittalebene ist hauptsächlich durch die starke Biegung des Kopfes bedingt. Dadurch neigt sich die Augenlängsachse und bildet mit der Körperlängsachse einen Winkel von fast 80° . Die Haftorgane und Riechgruben liegen auf der Ventralseite; median davor scheint der Ventrikel des Telencephalons durch. Die Brustflossen erheben sich als kleine Paletten über der dorsalen Oberfläche des Dottersackes unmittelbar hinter der Kiemenregion und stehen schräg nach hinten vom Rumpf ab. Der primitive, in Atrium und Ventrikel gegliederte Herzschlauch liegt noch auf der linken Körperseite.

Stadium 2:

Durch das nun einsetzende, rapide Wachstum des Unterkiefers rückt auch das Vorderhirn frontalwärts und bildet zusammen mit dem Mittelhirn die Kopfspitze. Dadurch gerät die Längsachse der Augen in eine Schräglage von 60° — 45° zur Körperlängsachse. Auf der Ventralseite vor dem Pericard zeichnet sich durch die im Innern auftretende Skelettbildung die Mundbucht deutlicher von der Umgebung ab. Während der Operkel sich an seiner Peripherie von der Epidermis zu lösen beginnt, setzt in der caudalen Region des Dottersackes Gefäßbildung ein, die rostralwärts fortschreitet. Die Ansatzstelle der Brustflosse schickt sich an, in eine zur Körperlängsachse senkrechte Lage überzugehen. Zu dieser Zeit setzt an der Basis der Herzkammer die erste Krümmung ein.

Stadium 3:

Das Vorderhirn bildet allein die Kopfspitze. Die Längsachse der Augen steht in einem Winkel von 30° — 20° zur Körperlängsachse. Die Rachenhaut der ventralgelagerten Mundbucht bricht durch oder ist bereits geöffnet wie der Operkel. An Stelle des noch dürftig entwickelten Unterkiefers übernimmt die dorsale Atem-

klappe gemeinsam mit dem häutigen Munddach die Funktion des Mundverschlusses. Der Herzschnlauch erfährt beim Eingang in den Vorhof (Aurikel) eine zweite Abwinkelung, die der ersten entgegengesetzt verläuft. Dadurch wird ein Prozess eingeleitet, der zu einer dorsalen Verlagerung des Vorhofes führt und die Linkslage des Herzens aufhebt. Bindegewebszellen beginnen in die caudale Region des protocerken Flossensaumes einzuwandern, um die erste Anlage der Schwanz-, Rücken- und Analflosse zu bilden. Zu dieser Zeit hat der Enddarm $\frac{3}{4}$ der Breite des Flossensaumes durchwachsen.

Stadium 4:

Die ventrale Kopfpattie hat sich soweit vergrößert und in die Länge gestreckt, dass die Oberlippe nun die Kopfspitze markiert. Durch dieses Vorwachsen wird der in Stadium 3 caudal vom hinteren Augenrand gelegene „Unterkieferwinkel“ soweit rostralwärts verschoben, dass er nun direkt unter den Augenhinterrand zu liegen kommt. Die Längsachse der Augen läuft jetzt der Körperlängsachse parallel. Mit dem Strecken der ventralen Kopfpattie werden auch die Riechgruben passiv von der ventralen Seite nach frontal verlagert. Die Wanderung erfolgt nicht wie bei *Salmo* über die Lateralseite, sondern — wie bei *Polyacanthus* — direkt über das rostrale Ende des Kopfes, das heisst in der von HIS und KEIBEL angegebenen Weise (REINKE 1937). Die Haftorgane liegen fronto-ventral auf einer Hautfalte unter den Augen. Durch die dorsale Verlagerung des Vorhofes, der von der Herzkammer ventral ganz verdeckt wird, ist die Linkslage des Herzens vollständig aufgehoben. Der M. sterno-hyoideus hat das Pericard zur Hälfte umwachsen. Die Brustflossen nehmen dadurch eine zur Körperlängsachse senkrechte Lage ein. Von den Myomeren sich abtrennende Muskelknospen wandern in die mesenchymatische Anlage der Rücken- und Analflosse ein. Auf halber Strecke zwischen caudaler Dottergrenze und After differenziert sich die Anlage der Bauchflosse.

2. Anatomisch-histologische Beschreibung der Stadien 1—4.

(vergl. hierzu Abb. 11, 1, 3, 4, p. 416.)

Da die Ontogenese der Darmschleimhaut als besonderes Merkmal der postembryonalen Stadien 1—4 hervorzuheben ist, sei der Besprechung der histologischen Verhältnisse eine kurze Übersicht

über die diesbezügliche Literatur vorangestellt. MAURER (1906) schreibt im Handbuch der vergleichenden Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. HERTWIG: „Über die histologische Ausbildung der Schichten des Magens und Darmes der Ganoiden und Teleostei fehlen genaue Angaben. Im Magen kommen Fundus- und Pylorusdrüsen zur Ausbildung, im Mittel- und Enddarm fehlen Drüsen. In welcher Weise und in welchen Stadien die mannigfaltigen Faltenbildungen im Darm der Fische sich entwickeln, ist nicht genauer erforscht.“

1907 erschien die Arbeit von EGOUNOFF über die histologische Entwicklung des Darmes der Bachforelle, der 1908 die Arbeit von PETERSEN über den Bau und die Entwicklung des Selachierdarmes folgte. JACOBSHAGEN (1911—1915) macht zu Beginn seiner umfassenden Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer aufmerksam auf den Mangel an Angaben über die Ontogenese des Reliefs. Der Arbeit von WALTHER SCHMIDT (1915) über den Darmkanal von *Lophius piscatorius* folgten die ontogenetischen Untersuchungen von SMALLWOOD (1931) am Darm des Karpfens. 1938 beschäftigte sich GÜNTERT mit der Entwicklung der Schleimhautfalten des Darmes von *Salmo irideus*. Die Mitteilungen von KLUST (1940/41) über die Entwicklung und den Bau des Darmes beim Karpfen wurden von EBERL-ROTHE (1952) ergänzt. Über die Ontogenese der Schleimhautfalten bei *Esox lucius* liegen noch keine Angaben vor.

Es soll noch kurz erwähnt sein, dass WUNDSCH (1931) unter den Nutzfischen des Süßwassers fünf Darmtypen unterscheidet:

- a) den der Salmoniden,
- b) „ „ Perciden,
- c) „ des Hechtes,
- d) „ der Cypriniden,
- e) „ des Aals.

Die Sonderstellung des Hechtes werden wir auch vom embryologisch-histologischen Gesichtspunkt aus bestätigen können.

Stadium 1 (kurz nach dem Schlüpfen):

Die charakteristische Nackenbeuge kommt erst jetzt, da der Embryo die Eihülle verlassen hat, voll zur Geltung. Vor dem stark ventralwärts abgebogenen rostralen Ende der Chorda dorsalis liegt das Infundibulum des Zwischenhirns, dem die Adenohypophyse

ventral dicht angelagert ist. Sie steht mit dem Epithel des Munddaches durch einen dünnen Stiel noch in Verbindung. Als kompakte, keulenförmige Anlage wuchert die Schilddrüse unmittelbar vor dem Truncus arteriosus aus dem Epithel des Mundbodens in das subepitheliale Bindegewebe. (Vergl. Detailbild Stad. 1, Abb. 11, p. 416.) Das Riechorgan, dessen Grube durch innere Aushöhlung bereits entstanden ist, aber durch die Deckschicht noch verschlossen wird, tritt nun durch Zerreißen oder Atrophieren dieser obersten Zellschicht mit der Aussenwelt in Verbindung.

REINKE (1937) stellt diese Bildungsart dem ursprünglicheren Salmotyp gegenüber, bei dem die Entstehung des Grübchens erst nach erfolgter Atrophie der Deckschicht durch direkte Eindellung von der Oberfläche her erfolgt, wie es HOFFMANN, HIS, HOLM (cit. nach PETER aus dem HERTWIG'schen Handbuch, Bd 2, T. 2, V. p. 16) an der Forelle nachgewiesen haben.

Unmittelbar hinter der Rachenhaut wird die dorsale Atemklappe als Epithelfalte angelegt. Im ganzen Kiemendarm geht der Verdoppelungsprozess des Epithels und die damit verbundene Lumenbildung weiter. An der dorsalen Wand der 1. Visceralspalte stülpt sich die Anlage der Pseudobranchie ins Innere des Kiemendarmes vor. MAURER (1884) war diese früheste Differenzierung noch nicht bekannt. Er wies ihre Anlage erst an 6 Tage alten (11 mm langen) Hechten nach als eine fast kreisrunde, dem Hyomandibulare medial angelagerte Zellmasse, die in ihrem unteren Drittel von mehrschichtigem Epithel überzogen war und 12 Federn in einfacher Lage aufwies. Nach KRYSANOWSKY (1934) ist die Pseudobranchie bei Formen, deren Kiemen schon vor der Rückbildung der larvalen Atmungseinrichtungen (Dottersackgefäßnetz, usw.) ausgebildet werden, ein rudimentäres Organ, besonders bei *Esox lucius*, das — frei angelegt — hier sehr schnell vom Mundepithel überdeckt wird.

Latero-dorsal beim Übergang in die Schädelbasis setzt an der caudal gerichteten Wand der 3., 4., 5. und 6. noch geschlossenen Visceralspalte eine kaum merkliche Zellwucherung ein, die die ersten Vorläufer der Thymusanlage darstellen. MAURER (1886), der an der Forelle zum 1. Mal die Entstehung der Thymus aus Knospen der Visceraltaschen nachgewiesen hat, entging dieses frühe, rasch vorübergehende Stadium. Er stellt an 12 mm langen Hechten eine bereits einheitliche Thymusanlage fest, die sich

lateral von der Anheftung der dorsalen Kiemenbogenenden an die Schädelbasis über den 1.—4. Kiemenbogen erstreckt.

Der Kiemendarm geht caudal in den noch kurzen, dorso-ventral abgeflachten, soliden Oesophagus über, dessen unregelmässig geschichtetes Epithel in starker Vermehrung begriffen und gegen das

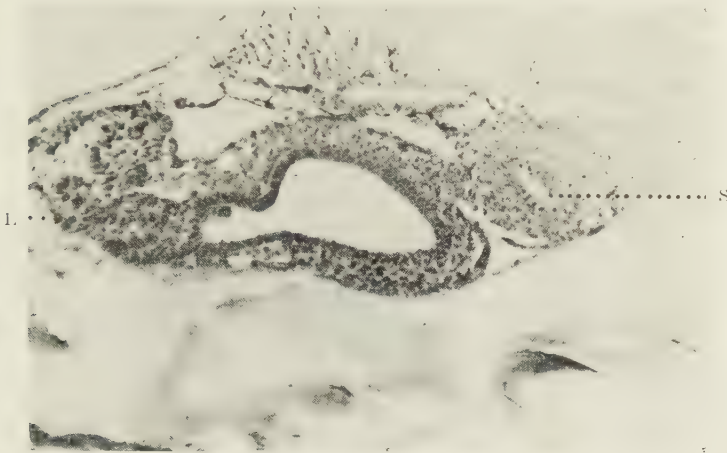


Abb. 8.

Rumpfdarm in Torsion:

L = Leber, links vom Darm; S = Schwimmblase, rechts vom Darm
(Stadium 1) (Mikrophoto), Vergr. 145: 1.

subepitheliale Bindegewebe nicht scharf abgegrenzt ist. Er öffnet sich an seinem caudalen Ende zuerst lateral, dann median in den vorderen Rumpfdarm. Infolge der noch bestehenden Torsion (Abb. 8) mündet die Schwimmblase von rechts, die Leber von links in den Darm. Letztere ist in ihrer ganzen Länge vom Darm abgeschnürt und steht nur noch caudal — durch die Mündungsstelle des primären Leberganges, die unmittelbar und ventral von der Einmündungsstelle des Ductus pancreaticus liegt — mit ihm in Verbindung.

Da das gesamte, bereits sehr umfangreich gewordene Organ sich rostral von der Mündung des primären Leberganges erstreckt, wird der zuerst seitwärts ziehende, kurze Gang nach vorne abgebogen. An seiner nahe der Mündung gelegenen Umbiegungsstelle gliedert er an der caudalen Wand ein Divertikel ab, das die erste

Anlage der Gallenblase darstellt. Somit wird der letzte, distale Abschnitt des primären Leberganges zum Ductus choledochus. Das Pancreas dorsalis hat seine Verbindung mit dem Darm aufgegeben.

Der Rumpfdarm weist in seinem ganzen Verlauf, besonders in seinem rostralen und mittleren Abschnitt ein geräumiges Lumen auf. Sein Epithel besteht aus 2—3 unregelmässig geschichteten Zellagen. Das Endstück des Darmes endet blind und liegt als kleiner, kompakter Strang rostral der Harnröhre an, um schliesslich auf halber Höhe des Flossensaumes mit ihr zu verschmelzen.

Stadium 2:

Die Haftorgane stehen — wie in Stadium 1 — auf dem Höhepunkt ihrer Aktivität. Doch sind die schleimproduzierenden Zylinderzellen, die das Epithel der hohen Faltenzüge bilden, in ihrem apikalen Teil nicht mehr so kolbenförmig, sondern schmaler und stehen eng und dicht gedrängt.

In der Ohrblase gelangen die Bogengänge zur Ausbildung, indem jeweils von der Wand der Ohrblase her 2 Zapfen einander entgegenwachsen und schliesslich eine gemeinsame Brücke bilden. (Die ersten Anzeichen einer Zapfenbildung machen sich bereits in Stadium 1 bemerkbar.) Die auf diese Weise entstandene rostrale Quer- und laterale Längsbrücke trennt den vorderen und horizontalen Bogengang von der übrigen Ohrblase ab. Die primäre, sehr dünne, elastische Chordascheide hebt sich deutlicher von der protoplasmatischen Rindenschicht der Chorda ab, deren Abscheidungsprodukt sie darstellt. KLAATSCH und v. EBNER glauben, dass sie von jugendlichen Chordazellen abgeschieden wird und zwar zu einer Zeit, da sie noch ganz protoplasmatisch und vakuolenfrei sind (nach SCHAUINSLAND aus dem HERTWIG'schen Handbuch, Bd 3, IV, p. 459). In der Tat erkennt man schon in Stadium D und E der embryonalen Phase eine sehr dünne, strukturlose Membran um den fast noch vakuolenfreien Chordastrang.

Im Kopf haben sich aus den vorknorpeligen Anlagen die ersten Knorpelknochen des Neurocraniums, so die Trabeculae baseos cranii und die Parachordalia differenziert, mit denen seitlich die periotischen Knorpelanlagen verwachsen. Gleichzeitig erscheinen im Visceralskelett neben dem Meckelschen Knorpel die Anlagen

des Hyoidbogens und des Hyomandibulare sowie die Kiemenbogen als einheitliche Knorpelstäbe (Stöhr 1882).

Als erster Deckknochen tritt lateral vom 3. Myotom die Anlage des Cleithrums im Bindegewebe auf.

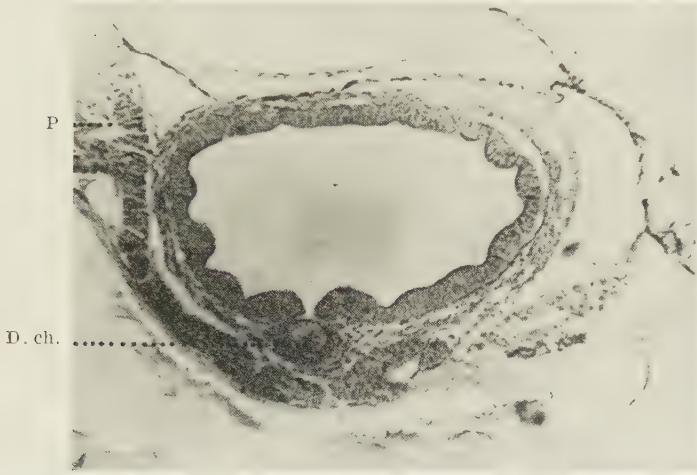


ABB. 9.

Torsion des Darmes aufgehoben:

P = Pancreas, rechts vom Darm;

D. ch. = ventral einmündender Ductus choledochus.

(Stadium 3 spät) Mikrophoto, Vergr. 145: 1.

Der M. sterno-hyoideus und die rostrale hypaxonische Rumpfmuskulatur rücken ventralwärts und beginnen den Dotter zu überwachsen.

Die Schilddrüse hat sich vom Boden der Mundhöhle abgelöst und liegt als Zellkomplex vor der Gabelung des vordersten Arterienbogens. Die Hypophyse — durch einen sehr dünnen Stiel mit dem Munddach in Verbindung — trennt sich erst gegen Ende des Stadiums 2 von ihrem Ursprungsort los.

Mit Ausnahme des Oesophagus, der noch ganz geschlossen ist, besitzt der Vorderdarm ein durchgängiges Lumen. Die Kiementaschen und die Mundbucht stehen gegen Ende des Stadiums 2

kurz vor dem Durchbruch. Zu dieser Zeit differenzieren sich an den Kiemenbogen die Kiemenblättchen.

Hinter dem soliden, dorso-ventral abgeplatteten Oesophagus verläuft der Rumpfdarm leicht nach links abgebogen. Die zwischen der Mündungsstelle des Ductus pneumaticus und Ductus choledochus gelegene Darmstrecke hat sich bedeutend verlängert und stellt die primitive Magenhöhle dar, die noch keine Eigenstruktur aufweist und ohne diese Grenzmarken vom übrigen Rumpfdarm nicht abzugrenzen wäre. Die Torsion des vorderen Darmabschnittes ist durch eine rückläufige, aber erst in Stad. 3 abgeschlossene Bewegung (Retorsion) nahezu vollständig aufgehoben (s. Abb. 9). An der dorsalen Einmündung der Schwimmblase und der ventro-lateral liegenden Mündungsstelle des Ductus choledochus ist dieser Vorgang deutlich abzulesen. Letzterer hat sich beträchtlich verlängert; von seiner jetzt stark verengten Mündungsstelle zieht er zuerst schräg caudo-ventral nach links aussen und biegt dann als Ductus hepaticus rostralwärts gegen die auf der linken Körperseite liegende Leber um, die sich mit ihrem rostralen Abschnitt unter dem Darm zur rechten Seite hin ausgedehnt hat. Die an der Umbiegungsstelle abgegliederte Gallenblase ist nicht mehr genau caudal sondern ventro-caudal gerichtet. An dieser Lageveränderung ist die nun einsetzende Achsendrehung des Ductus choledochus erkennbar.

Caudal vom soliden Oesophagus bis zur Lebergrenze (Ductus choledochus) ist das Darmepithel 1—2 schichtig, glatt ausgespannt und ohne Erhebungen. In dem dahinterliegenden Darmabschnitt führt jedoch eine starke Zellvermehrung zur Vorphase der Längsfaltenbildung, die im Sinne GÜNTERTS (1938) Epithelerhöhungen ohne Beteiligung des subepithelialen Gewebes darstellt. Der Prozess schreitet caudalwärts fort. Die Faltenbildung setzt also in jenem Teil des Darmes ein, der sich in der Folge zum Mittel- und Enddarm differenziert, was im Gegensatz steht zu den Befunden GÜNTERTS an *Salmo irideus*. Nach seinen Beobachtungen tritt die erste Vorbildung der Falten im Magenteil auf, denen viel später (erst in Stadium 3) Faltenbildungen des soliden Oesophagus und des Rumpfdarmes folgen. Der Rumpfdarm von *Salmo irideus*, in dem zuerst Quer- nicht Längsfalten erscheinen, bleibt weit hinter dem Entwicklungsgrad von Oesophagus und Magen zurück, was (nach GÜNTERT) eine stufenweise Differenzierung von vorne nach

hinten andeutet. Beim Karpfen setzt die Reliefbildung am Schlund und After ein und ergreift von dort aus den ganzen magenlosen Darm (KLUST 1940/41).

Um den Oesophagus differenziert sich das Bindegewebe zur Ringmuskulatur. In der Magengegend verdickt es sich stark, bleibt aber noch indifferent und bildet um den caudal angrenzenden Darmteil eine 2—3 schichtige Hülle.

Gegen Ende des Stadiums 2 tritt links — dorsal im Mesenchym des Darmes in der Höhe des elften Somiten und unmittelbar hinter den letzten Ausläufern des Pancreas dorsalis eine Verdickung auf: die Anlage der Milz, wie sie auch LAGUESSE (1890) für die Forelle nachgewiesen hat.

Die rostral stark gewundenen Harnleiter münden in die noch relativ kleine Harnblase, die sich durch die Harnröhre nach aussen öffnet.

Stadium 3 (früh):

Die Thymus erscheint jetzt als ein einheitlicher, rostro-caudal sich hinziehender Zellwulst lateral von der Anheftung der dorsalen Kiemenbogenenden an die Schädelbasis und erstreckt sich über den 1.—4. Kiemenbogen, bleibt aber — wie es auch MAURER für die Forelle angab — mit ihrem Mutterboden, dem Kiemenhöhlenepithel, in Verbindung.

In den zu kleinen Acini angeordneten Zellgruppen der Thyreoidea finden sich die ersten Spuren von Kolloid.

Die Reduktion der Haftorgane hat eingesetzt und ist an den langen, spitzen Zellen des Zylinderepithels deutlich erkennbar. Die 3 Bogengänge des Labyrinthes sind angelegt.

An verschiedenen Körperstellen, so in der Region der Seitenlinienanlage längs des Rumpfes, auf dessen Ventralseite und dorsal am Kopf (besonders in der Ohrregion) treten die ersten Spuren einer Differenzierung des Coriums auf, die sich in dem Sichtbarwerden einer dünnen, homogenen Schicht äussert.

Die Trabeculae sind rostral zu einem einheitlichen Stab zusammengewachsen. Der Quadratenteil des Palatoquadratus, von dem aus die Differenzierung des knorpeligen Pterygopalatinteils erfolgt und rostralwärts fortschreitet (wie es STÖHR 1882 für die Forelle nachgewiesen hat), liegt dicht über dem caudalen Ende des Meckelschen Knorpels. Vom Hinterrand des Hyomandibulare

geht der Hyoidbogen ab, dessen oberstes Ende stark verdünnt, aber noch nicht als eigentliches Stylohyale abgetrennt ist. Etwas dorsal von dieser Ansatzstelle wird — gleichfalls am Hinterrand des Hyomandibulare — das Operculum als reiner Deckknochen angelegt. An der Stelle der späteren Pharyngaea inferiora und superiora treten die ersten Zahnanlagen auf (WALTHER 1883).

Das 1—2 Schichten dicke, aus unregelmässig übereinander angeordneten Zellen aufgebaute Epithel des soliden Oesophagus bildet gegen das subepitheliale Bindegewebe keine Basalmembran aus und greift demzufolge mit zackigen Rändern in das Gefüge des noch undifferenzierten, unterliegenden Gewebes. Eine dünne Ringmuskelschicht und anschliessende Serosa umschneiden als äusserste Hülle diesen Darmabschnitt. Weder das Epithel des soliden Oesophagus noch das des Magengebietes zeigen irgendwelche Spuren einsetzender Faltenbildung.

Ein geringes Stück rostral vor der Abzweigungstelle des Ductus pneumaticus weitet sich die Speiseröhre zum Lumen des Magens, dessen 1—2 schichtiges kubisches Epithel basal von einer Grenzlamelle gegen das subepitheliale Bindegewebe abgegrenzt wird. Die Ringmuskelschicht und das lockere, indifferente Bindegewebe des Oesophagus verlieren sich in dem mächtigeren und dichteren, gleichfalls indifferenten des Magens. Eine deutliche Pylorusgrenze lässt sich noch nicht ziehen, und die Mündungsstelle des Ductus choledochus muss noch immer als einzige Erkennungsmarke für den Beginn des Mitteldarmes gelten (dies wäre beim adulten Darm nicht mehr zulässig, da dort der Gallengang ein beträchtliches Stück hinter dem Pylorus einmündet. Auch stellt — nach JACOBSEN — die Distanz zwischen Pylorus und Mündung des Ductus choledochus eine variable Grösse dar). Das subepitheliale Bindegewebe nimmt hinter der caudalen Magengrenze rasch wieder eine lockere Beschaffenheit an und besteht nur noch aus einer 2—3 Zellen mächtigen Schicht, in der die Differenzierung zu Muskelfasern einsetzt. Der Anfangsteil des Mitteldarmes ist durch eine geringere Intensität der Faltenbildung ausgezeichnet als der caudal von der Milz gelegene Teil (Abb. 16, p. 416). Findet man dort das Epithel noch im Stadium der Vorphase (Längsfalten ohne Beteiligung des Bindegewebes), so treten in dem hinter der Milz gelegenen Abschnitt erstmals Anzeichen echter Faltenbildung auf, indem das Bindegewebe in die Epithelerhöhungen einzieht. Weiter

caudalwärts befindet sich jedoch die Schleimhaut wieder im Stadium der Vorphase, geht sogar auf einer kurzen Strecke in das indifferente Anfangsstadium des ungefalteten Darmrohres über, um schliesslich im caudalsten Bereich erneut ins Stadium der Vorphase zu treten. Der Enddarm endet noch blind. Die Harnblase beginnt sich rostralwärts auszubuchten.

Von einer caudo-ventralen Abbiegung des Ductus choledochus findet sich keine Spur mehr. Ausgehend von seiner Mündungsstelle in den Mitteldarm zieht er direkt rostralwärts zu der auf der linken Körperseite liegenden Leber. Unterwegs zweigt die nun ventral von ihm liegende, durch einen kurzen Ductus cysticus mit ihm in Verbindung stehende Gallenblase ab. Aus ihrer Lage ist ersichtlich, dass sich gleichzeitig mit der rostralen Verlagerung am Ductus choledochus eine Achsendrehung um 90° vollzogen haben muss.

Stadium 3 (spät):

Die Aktivität der Haftdrüsen ist sehr herabgesetzt, das Zylinderepithel bildet lange, spitze Falten und weist nur noch geringe Spuren einer Sekretion auf.

Während sich das Hypohyale vom Hyoidbogen abgliedert, differenziert sich das Glossohyale (Basihyale) vor dem unpaaren Copulastab, mit dem es nur in dünner Verbindung steht. Letzterer gabelt sich caudal in zwei Aeste, die das 5. rudimentäre Kiemenbogenpaar darstellen. Bis zum Chiasma opticum bilden die Trabeculae einen einheitlichen Knorpel.

Die periotische Knorpelplatte umfasst lateral bis auf halbe Höhe das häutige Labyrinth. Während sich das Maxillare differenziert, setzt am Meckelschen Knorpel die Verknöcherung und Bildung des Dentale ein. Zu den Zahnanlagen der Mundhöhle im Gebiet der späteren Pharyngaea superiora und inferiora treten weitere auf dem Vorderende des Ethmoidalknorpels. Das Pericard, das zu $\frac{3}{4}$ seines Umfanges vom Cleithrum umwachsen ist, wird auch vom ventralwärts wandernden M. sterno-hyoideus zur Hälfte umfasst. Ebenso umgibt die hypaxonische Rumpfmuskulatur bis auf halbe Höhe den rostralen Bezirk des Dottersackes.

Die ventro-mediane Zone der Bauchhaut ist durch besondere Intensität des Wachstums und der Differenzierung ausgezeichnet. Ein Teil ihrer noch indifferenten Epithelzellen geht auf einer Strecke, die sich vom Herzen bis zur caudalen Dottergrenze hin-

zieht, in einen Zustand eigentümlicher, transitorischer Vakuolisierung über, der noch bis weit in das 1. Stadium der freien Phase andauert. Die Vakuolisierung, die sich in allen Schichten der Epidermis vorfindet, nimmt im Plasma der betreffenden Epithelzellen am Rande des Zellkerns ihren Anfang, zuerst in Form einer kleinen Vakuole, die schliesslich ein solches Ausmass annimmt, dass das Plasma zu einer dünnen Zellwand ausgezogen und der Kern peripher verlagert erscheint. Eine wabige, unregelmässige und reich verzweigte Struktur durchsetzt das Innere der querovalen, hell-durchsichtigen Vakuole. Häufig — besonders in den grösseren und grössten Zellen finden sich körnig bis kugelige, stark acidophile Einschlüsse, die zu ansehnlicher Grösse heranwachsen können und sich mit HEIDENHAIN'schem Haematoxylin intensiv schwarz, mit Metanilgelb glänzend gelb und mit Eosin rot anfärben. Sie zeigen somit die gleiche Färbbarkeit wie der Dotter. Diese nur relativ kurze Zeit auftretenden Zellen sind am ehesten serösen Drüsen des ersten von RABL (i. Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere v. Bolk 1931, Bd. I, p. 296) beschriebenen Typus gleichzusetzen, die in niederer Epidermis vorzufinden sind und (nach RAUTHER) analog den Kolbenzellen evtl. auch zur Festigung der Haut beitragen.

Im Epithel der Mundhöhle treten bis vor den Verschluss des Oesophagus vereinzelt Becherzellen auf. Das 2—3 schichtige, aus polygonalen Zellen aufgebaute Epithel des letzteren grenzt ohne Basalmembran an das lockere, indifferente, subepitheliale Bindegewebe, das eine ziemlich mächtige Schicht bildet. Eine dünne, aus 2—3 Zellagen bestehende Ringmuskelschicht und eine zarte Serosa schliessen nach aussen hin ab.

Der Oesophagus weist nur noch in seinem caudalsten Bereich einen epithelialen Verschluss auf, der Prozess des Oeffnens vollzieht sich demnach in rostro-caudaler Richtung. In dem bereits offenen Abschnitt weist das Epithel und Bindegewebe dorsal und ventral zwei leicht geschwungene, medial liegende Wellenzüge auf, die ersten Anzeichen der Anlage von Längsfalten. Die Erhöhung und leicht wellige Beschaffenheit hat ihre Ursache nicht wie sonst in einer örtlich begrenzten Vermehrung des Schleimhautepithels, in die später das Bindegewebe einzieht, sondern in einer direkten Ausbuchtung der überall gleichmässig starken Mucosa unter Mitwirkung des subepithelialen Gewebes. Eine eigentliche Vorphase der

Faltenbildung tritt hier also nicht auf; es falten sich Epithel und Bindegewebe in einem gemeinsamen Prozess.

Die Schleimhaut des Oesophagus setzt sich kontinuierlich in das 2—3 schichtige Epithel des Magens fort, das kurz hinter dem Ductus pneumaticus eine Basalmembran ausbildet. Im rostralen Magenabschnitt treten noch keine Anzeichen einer Faltenbildung auf. Erst im mittleren Teil kommt es zu reinen Epithelerhöhungen ohne Beteiligung des Bindegewebes (Stadium der Vorphase, vgl. Abb. 19, p. 433), die sich im caudalen Bereich zu echten Längsfalten umbilden. Zwischen der Mucosa und der 3—4 schichtigen Ringmuskulatur lagert sich eine lockere, ziemlich mächtige, bindegewebige Schicht ein. Kurz vor Beginn des Mitteldarmes fällt das Schleimhautepithel wieder ins Stadium der Vorphase zurück, während sich die Ringmuskelschicht stark verdickt. Eine Verengung der caudalen Magenregion, die eine deutliche Pylorusgrenze anzeigen würde, kann noch nicht verifiziert werden. Das Lumen des Magens geht in annähernd gleicher Ausdehnung in das Lumen des Mitteldarmes über, dessen Beginn durch eine fast spontane Abnahme der Dicke seiner Muskelschicht markiert wird. Der rostralste Abschnitt des Mitteldarmes ist durch eine 3—4 schichtige, im Stadium der Vorphase befindliche Epithelschicht und durch eine allmähliche Erweiterung seines Lumens ausgezeichnet. Erst hinter der Milz geht der Darm unter Verengung seines Querschnittes zu echter Faltenbildung über (vergl. hierzu Abb. 17, p. 432), die sich caudalwärts wieder verliert. Ungefähr im 1. Drittel des freien Darmabschnittes zeichnet sich durch starke Verdickung der Muskelschicht und des Epithels die Bildung einer Ringfalte (Bauhin'sche Klappe) ab, die den Mitteldarm vom eigentlichen Enddarm trennt. Caudalwärts von dieser Klappe bleibt die 3—4 schichtige Darmschleimhaut über eine kurze Strecke hin auf der primitiven Entwicklungsstufe einer ungefalteten Darmwand stehen, tritt aber bald darauf ins Stadium der Vorphase und weist gegen Ende des Darmtractus echte Längsfaltenbildung auf. Sie reicht bis zum blinden Ende des Darmes, das den Flossensaum annähernd zu $\frac{3}{4}$ seiner Breite durchwachsen hat und stark verbreitert ist.

Stadium 4:

Der Pterygopalatinteil des Palatoquadratus, der sich in caudo-rostraler Richtung differenzierte, steht seitlich durch vorknor-

peliges Bindegewebe mit dem Ethmoidalknorpel (Internasalplatte, STÖHR 1882) in Verbindung. Die gesamte Ausbildung des Schädels entspricht nun dem von WALTHER 1883 dargestellten 1. Stadium.

Es treten jetzt auch die Anlagen der dorsalen und ventralen Wirbelbogen, die aus der Konzentrierung von Sklerotomzellen des skeletoblastischen Gewebes hervorgegangen sind, als knorpelige Herde in Erscheinung. Während der Meckelsche Knorpel und das rostrale Ende des Pterygopalatinteils ihre ersten Zahnanlagen aufweisen, bildet sich an den frühest angelegten Zähnen des Schlundes bereits Dentin.

Das 2-schichtige Epithel der Mundhöhle, in welchem sich die 1. Sinnesknospen differenzieren, legt sich am rostralen Rande des Unterkiefers zu einer Hautfalte, der ventralen Atemklappe, zusammen.

Der im Durchbruch begriffene oder bereits offene Oesophagus besitzt ein 4—5 schichtiges, aus polygonalen Zellen bestehendes Epithel, dessen Oberflächenschicht von zahlreichen, sezernierenden Schleimzellen durchsetzt ist, die sich bis zum Ductus pneumaticus nachweisen lassen. Sieben breite Primärfalten, die durch kleinere Sekundärfalten weiter zerklüftet werden, greifen tief in das subepitheliale, sich zur Längsmuskulatur differenzierende Bindegewebe ein. Zahlreiche, unregelmässig im gesamten Epithel zerstreute Mitosen deuten darauf hin, dass an der Vertiefung bzw. Erhöhung der oesophagealen Längsfalten auch das Epithel durch Zellvermehrung aktiv beteiligt ist. Die oesophageale Ringmuskulatur zeigt deutlich Querstreifung. Sie bleibt nicht auf den Oesophagus beschränkt, sondern setzt sich noch über annähernd $\frac{2}{3}$ der Magenlänge in dessen Wandung fort. Während (n. KRAUSE 1923) im Adultzustand die quergestreiften Fasern des Oesophagus in der Nähe des Magens verschwinden und sich dessen Muskelschicht ausschliesslich aus glatten Fasern zusammensetzt, gibt es innerhalb der Ontogenese ein Stadium, da bis weit hinein in den Bereich der Fundusdrüsen (die ein Magengebiet deutlich charakterisieren) quergestreifte Muskulatur nachweisbar ist. (Ähnliche Befunde erhielt GÜNTERT bei *Salmo irideus*).

Die Längsfalten des Oesophagus gehen kontinuierlich in die Längsfalten des Magens über. Die polygonalen Epithelzellen wandeln sich allmählich zu niederen, fast kubischen Zylinderepithelzellen um, die sich hinter dem Ductus pneumaticus zu einreihigem

Epithel anzuordnen beginnen. Die apikalen Zellpartien differenzieren sich zu den typischen BIEDERMANN'schen Schleimpfröpfen, die nach EDINGER (1877) und OPPEL (cit. nach JACOBSHAGEN 1915, p. 452) die Mucosa des Magens charakterisieren. Ungefähr in der 2. Hälfte der Magenzone beginnen sich in ähnlicher Weise, wie es EGOUNOFF (1907) und GÜNTERT (1938) beschrieben haben, am Grunde der Falten die tubulösen Fundusdrüsen knospenförmig anzulegen (Abb. 20, p. 434). Hier sind auch häufig Mitosen anzutreffen, die zu weiterer Zellvermehrung und Vergrößerung der Knospen führen, sodass diese allmählich in die Tiefe gedrückt werden. Mit dem Größerwerden der Knospen setzt sich das Lumen des Magens kontinuierlich in die kleinen, epithelialen Verdickungen fort, die nunmehr in dem subepithelialen Bindegewebe Platz zur Erweiterung finden und zu runden bis länglich ovalen, hohlen Gebilden auswachsen. Schon im frühesten Stadium ihrer Anlage unterscheiden sich die Zellen der Fundusdrüsen von denen des Oberflächenepithels durch das Fehlen des Pfropfes, durch ihr kubisches Format und ihren zentralen, grossen runden Kern, der den grössten Teil der Zelle einnimmt. Über die Entwicklung der Fundusdrüsen ist schon viel geschrieben worden. Es seien hier nur BARTH (1868), BRAND (1877), EDINGER (1877), PATZELT (1882), OPPEL (1897) und VOIGT (1898) angeführt, die ihre Untersuchungen (mit Ausnahme von EDINGER) an höheren Wirbeltieren ausführten, während die Verhältnisse bei den niederen Wirbeltieren erst durch EGOUNOFF (1907), PETERSEN (1908), W. SCHMIDT (1915) und GÜNTERT (1938) näher untersucht wurden. Aus den Arbeiten EGOUNOFFS, PETERSENS und GÜNTERTS geht hervor, dass die Anlage und Ausbildung der Fundusdrüsen erst dann erfolgt, wenn die Wandung des Magens bereits zu Längsfalten aufgefaltet ist, ferner, dass sie zeitlich mit dem Einschichtigwerden des Oberflächenepithels und dessen Pfropfbildung zusammenfällt, wie es auch bei *Esox lucius* der Fall ist. Faltenbildung und Sprossungsprozess wären hier — entgegen der EDINGER'schen Theorie, die beide Vorgänge vereinigt — zwei voneinander getrennte, unabhängige Prozesse, wie es der Auffassung von OPPEL (s. dazu MAURER in HERTWIGS Handbuch, Bd. 2, 1. T., p. 176) und JACOBSHAGEN (1911) entsprechen würde. Die Anlage der Fundusdrüsen beschränkt sich nun nicht wie bei *Salmo irideus* ausnahmslos auf den Grund der Falten, sondern dehnt sich in der Folge bald auch

auf deren angrenzende, seitliche Partien aus, sodass schliesslich schon in naher Entfernung der Faltengipfel Drüsenbildungen anzutreffen sind und die Mucosa ganz zerklüftet erscheint. Aus der rapiden Zunahme der Magendrüsen resultiert schliesslich ein charakteristisches Netzwerk, das nur ausgespochenen Drüsenmagen zukommt und im caudalen Abschnitt des Oesophagus magenloser Fische völlig fehlt (JACOBSHAGEN 1911).

Am caudalen Magenende werden auf diesem Stadium noch keine Drüsen angelegt. Durch das massive Einwuchern der tubulösen Drüsenschläuche in das subepitheliale Bindegewebe rücken die Faltengipfel in das Mageninnere vor und füllen das Lumen nahezu vollständig aus. Es mag dahingestellt bleiben, ob hier rein mechanische Vorgänge oder Wachstumsprozesse im Spiel sind. Wahrscheinlich beteiligen sich beide Prozesse daran gemeinsam. Durch das bedeutende Wachstum der Schwimmblase wird der Magen ganz nach links verlagert. Kurz hinter dem durch deutliche Verengung des Magenquerschnittes gekennzeichneten Pylorus mündet ventral der Ductus choledochus und direkt dahinter der Ductus pancreaticus ein, der sich zuvor zu einer geräumigen Blase erweitert hat. Es darf diese Zone, die auch durch eine beträchtliche Lumenvergrösserung ausgezeichnet ist, nun unbestreitbar als eine zum Mitteldarm gehörige angesehen werden. Nimmt man — abgesehen von den schon früher deutlich sich manifestierenden Dickenunterschieden der Muskelschichten des Magens und Mitteldarmes — diese charakteristische Verengung des caudalen Magenendes als Kriterium für die Lage der Pylorusgrenze, so erkennt man, dass sich sehr früh schon (sobald von einem eigentlichen Magen überhaupt die Rede sein kann), die Vorder-Mitteldarmgrenze im RATHKE'schen Sinne (durch den Pylorus) kundgibt und die GEGENBAUR'sche Grenzmarke bereits ontogenetisch in den Bereich des Mitteldarmes fällt. Allerdings ist die Distanz Pylorus—Einmündungsstelle des Ductus choledochus sehr minim und vergrössert sich erst im Laufe des Darmwachstums; niemals aber fallen beide Grenzmarken ineinander. Es liegt die eigentliche Abgrenzung des Magens immer vor der Mündung des Gallenganges.

Auch in der Ausbildung der Schleimhaut treten die Unterschiede zwischen Magen und Mitteldarm deutlicher zutage. Das Epithel des letzteren beginnt ebenfalls einschichtig zu werden und setzt sich aus hohen Zylinderzellen zusammen, deren Kerne tropfen-

förmig ungefähr in der Zellmitte liegen und 1—2 Nucleoli aufweisen. Der apikale, dunklere Teil der Zellen differenziert sich zu feinkörnigem Plasma und bildet an der gegen das Darmlumen gerichteten Peripherie einen niederen Stäbchensaum aus. Becherzellen, die nach dem Ductus pneumaticus nicht mehr im Schleimhautepithel nachzuweisen waren, treten erneut mit dem Beginn des Mitteldarmes auf und sind bis in den Enddarm hinein feststellbar. Durch Ausbildung von echten Querfalten (Abb. 18, p. 433) in die das subepitheliale Bindegewebe eindringt, entsteht im ganzen Verlauf des Mittel- und Enddarmes ein typisches Netzwerk. Da im Mitteldarm die Querfalten in grösserem Abstand aufeinander folgen und die Längsfalten eine viel schmalere Basis besitzen als im Enddarm, gibt das Faltenrelief jeweils einen verschiedenen Aspekt. Die relativ niederen Faltenzüge des rostralen Mitteldarmepithels nehmen caudalwärts an Höhe zu. Die Differenzierung der Muscularis in eine innere, 2—3 schichtige Ringmuskulatur und äussere, 1—2 schichtige Längsmuskulatur tritt nun klar hervor.

Hinter der Ringfalte erstreckt sich der Enddarm, in dessen letztem Drittel nur noch Längsfalten vorzufinden sind. Nur eine dünne, bindegewebige Schicht trennt das caudale, noch verschlossene Ende von der Epidermis. Das Zylinderepithel der Mucosa wird gegen den After zu niedriger und verliert den Stäbchensaum.

Im ganzen Darm herrscht Schleimsekretion.

Der grösste Teil der Leber liegt nun ventral vom Darm. Die Gallenblase erscheint auf der rechten Magenseite etwas rostralwärts vom Pylorus. Der Ductus cysticus mündet von rechts kommend in den Ductus choledochus ein und zeigt damit dessen Achsendrehung um weitere 90° an. Der Gallengang wendet sich dann nach links hinten und mündet kurz hinter dem Pylorus in den Mitteldarm ein.

Im stark vergrösserten Pancreas findet sich körniges Sekret. Die nun einsetzende Wanderung der Milz ventralwärts ist aus ihrer dorso-lateralen Lage ersichtlich.

Unmittelbar vor der Ringfalte stösst man in der ventralen Epidermis auf die paarige Anlage der Bauchflossen, die sich in einer Erhöhung der Sinnesschicht zu kubisch-zylinderförmigen Zellen und einer Ansammlung von Bindegewebszellen subepidermalen Ursprungs kund tut.

3. *Das Verhalten des Jungfisches in dieser Periode.*

Während der postembryonalen Anheftungsphase treten im Organismus des Jungfisches erhebliche Veränderungen auf. SCHINDLER (1935) schildert am eingehendsten das Verhalten der jungen Hechte nach dem Schlüpfen. Sie kleben sich mittels paariger Haftorgane an Gegenständen fest und verharren so längere Zeit vollständig regungslos. Nur ab und zu löst sich der eine oder andere los, schwimmt ein kurzes Stück, um sich bald an anderer Stelle wieder anzuheften. In den ersten Tagen besteht noch eine für Hechte eigentümliche, diffuse Blutverteilung über den Dottersack, die bei anderen mitteleuropäischen Süßwasserfischen nicht zu finden ist. (SCHINDLER 1935 hat schon darauf hingedeutet.) Im Verlauf des Stadiums 2 bilden sich caudal auf dem Dottersack eigene Blutbahnen aus. Nach dem Durchbrechen der Mund- und Kiemenöffnung (Stadium 3) setzen gemeinsam mit den nun auftretenden Brustflossenbewegungen die ersten unregelmässigen, schwachen Atembewegungen ein (SPRENGER 1945). Die Dottersackatmung wird langsam durch Kiemenatmung ersetzt (SCHINDLER 1935) und der Abbau des Dottersackes allmählich von der Leber übernommen (PORTMANN und METZNER 1929).

Gegen Ende des Stadiums 4 — sobald der oesophageale Verschluss durchgebrochen ist — beginnt der Junghecht seine Schwimmblase mit atmosphärischer Luft zu füllen (LINDROTH 1946), indem er mühsam bis zur Wasseroberfläche emporschwimmt, unter Überwindung der Oberflächenspannung Luft schnappt und — ermattet wieder zu Boden sinkend — die Luftblase unter „Kaubewegungen“ in die Schwimmblase presst. Der sich mehrmals abspielende Prozess wiederholt sich nur in grossen Intervallen, da er für den jungen Fisch eine ziemliche Kraftanstrengung bedeutet. Mit zunehmendem Füllungsgrad der Schwimmblase geht der Hecht aus der vertikalen in die schräge und schliesslich horizontale Körperlage über, die ihn zu freiem Schwimmen und selbständiger Nahrungssuche befähigt. Das erste Stadium der freien Phase hat damit begonnen.

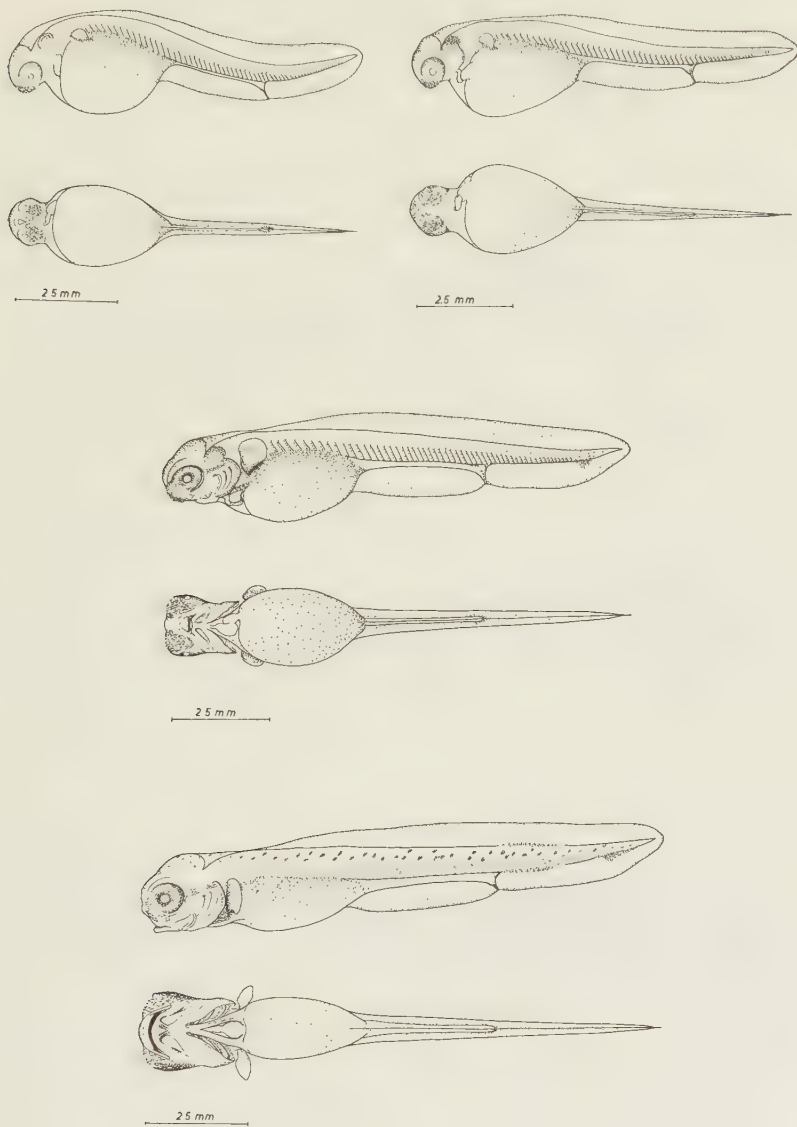


ABB. 10.

Morphologie der Stadien 1—4 der Anheftungsphase.

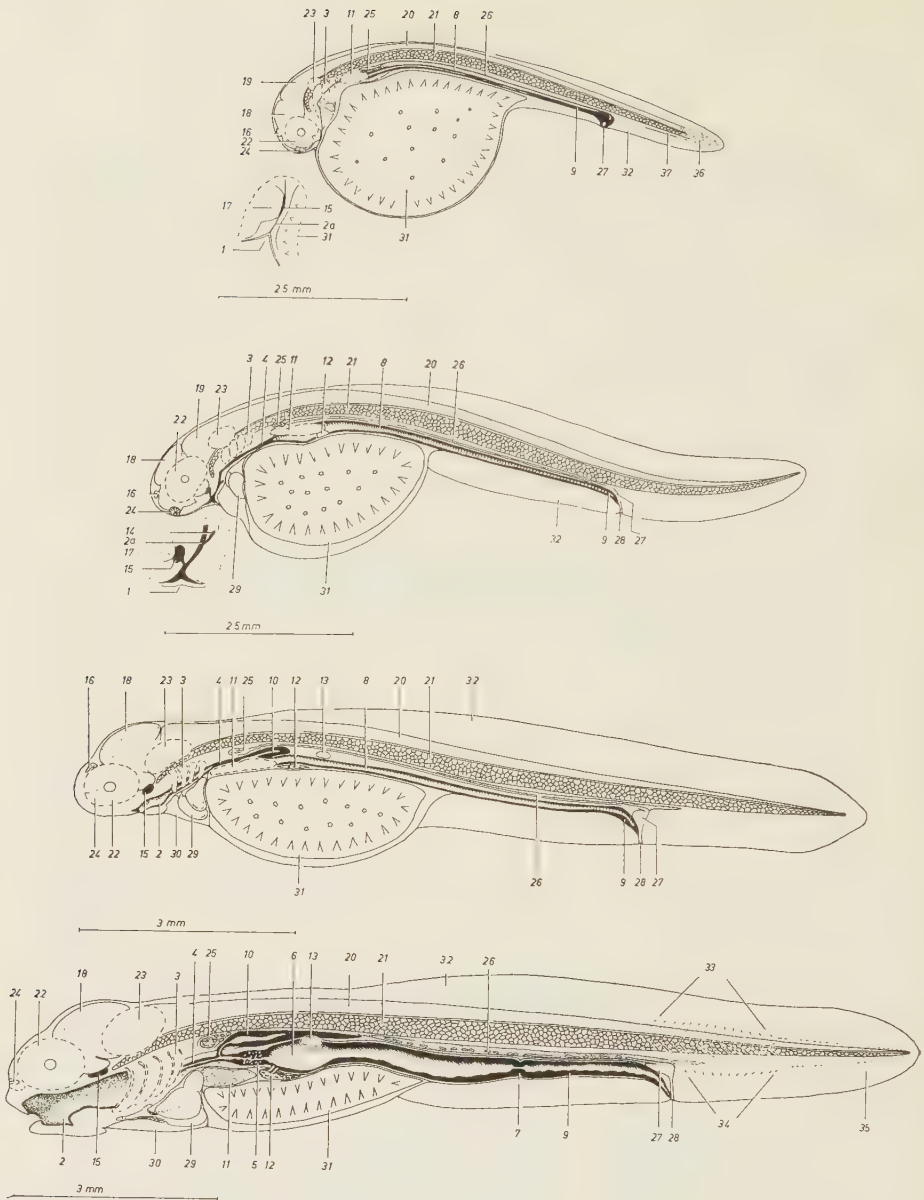


ABB. 11.

Anatomie des Stadiums H der embryonalen Phase und der Stadien 1, 3 und 4 der postembryonalen Anheftungsphase.

1) Mundbucht (mit Rachenhaut). — 2) Mundhöhle. — 2 a) Vorderdarm. — 3) Kiemenbogen. — 4) Oesophagus. — 5) Magen. — 6) Mitteldarm. — 7) Ringfalte. — 8) Rumpfdarm. — 9) Enddarm. — 10) Schwimmblase. — 11) Leber. — 12) Pancreas, in Stadium 4 mit D. choledochus (rostral) und D. pancreaticus (caudal). — 13) Milz. — 14) Thyreoidea. — 15) Hypophyse. — 16) Epiphyse. — 17) Diencephalon. — 18) Mesencephalon. — 19) Myelencephalon. — 20) Rückenmark. — 21) Chorda. — 22) Auge. — 23) Labyrinth (Ohrblase, Stad. H). — 24) Riechgrube. — 25) Glomerulus der Vorniere, in Stadium H Vornierenkammer. — 26) Niere, in Stadium H und Stadium I Urnierengang. — 27) Harnblase, in Stadium H Kloake. — 28) Öffnung der Harnröhre, späterer Genitalporus. — 29) Herzschlauch. — 30) Pericardialhöhle. — 31) Dotter. — 32) Protocerker Flossensaum. — 33) Anlage der Rückenflosse. — 34) Anlage der Analflosse. — 35) Anlage der Hypuralia. — 36) Undifferenzierte Schwanzknospe. — 37) Schwanzdarm (bereits in Reduktion).

B. Freie Phase

1. *Äussere Charakterisierung der Stadien I—V.* (Vergl. hierzu Abb. 12 und 14, p. 428 + 430.)

Stadium I:

Der Unterkiefer ist annähernd so lang wie der Oberkiefer. Durch das starke Wachstum der ventralen Kopfpattie ist auch der „Unterkieferwinkel“ weiter nach vorne gerückt und liegt jetzt annähernd unter dem caudalen Linsenrand. Die Riechgruben sind dorsalwärts verlagert. Die Haftorgane persistieren nur noch als Rest auf einer Hautfalte unter den Augen.

Jetzt ist der Enddarm deutlich offen. Zu einer Zeit, da die Wirbelsäule noch gerade gestreckt nach hinten verläuft, machen sich im Flossensaum — besonders in der Gegend der Rücken- und Afterflosse — die ersten Anzeichen eines Abbaues bemerkbar. In der Schwanzflosse treten die Anlagen der Hypuralia äusserlich in Erscheinung. Die Brustflossen inserieren latero-ventral hinter dem Kiemenkorb, während die Bauchflossen als niedere Hautfalte imponieren. Weder die paarigen noch die unpaaren Flossen besitzen Flossenstrahlen. Der Dottersack und die Dottersackgefässe befinden sich in starker Reduktion.

Stadium II:

Der Unterkiefer überragt den Oberkiefer. Auf dem Stadium der vollständigen Atrophie der Haftorgane beginnt sich die Wirbelsäule leicht dorsalwärts abzubiegen. Dadurch geht die Schwanzflosse vom primären, protocerken in den transitorisch heterocerken Zustand über (ZIEGLER 1902, p. 162). In der nun ausgeprägt zweigipfligen Anlage der Hypuralia wird die spätere Homocerkie bereits angedeutet. Dorsal von der Wirbelsäule erscheinen die ersten Spuren der Epuralia, und über den Flossenträgern der unpaaren Flossen differenzieren sich die Flossenstrahlen.

Stadium III:

Der vormals schräg von caudo-ventral nach rostro-dorsal aufsteigende Unterkiefer wird flach gelegt und geht in die definitive Horizontallage über. Das letzte Stück der nun stark dorsalwärts

abgebogenen, von schmalem Flossensaum umgebenen Wirbelsäule endet noch frei und auf gleicher Höhe mit den Strahlen der stark verlängerten Hypuralia, deren zweigipflige, symmetrische Anlage durch intensiveres Wachstum der rostro-ventralen Partie sich zu einer asymmetrischen umgebildet hat. An der Schwanzflosse und vor den unpaaren Flossen persistiert der Flossensaum noch als schmale, niedere Leiste. Brust- und Bauchflossen weisen in dem häutigen Teil ihrer palettenförmigen Anlage Flossenstrahlen auf.

Stadium IV:

Das Ende der Wirbelsäule ist vollständig eingebaut und nur noch als stärkerer Strahl von den übrigen Flossenstrahlen der jetzt homocerken Schwanzflosse unterscheidbar. Die Hypuralia als Hauptelemente der symmetrischen Schwanzflosse überragen beträchtlich das aufwärtsgebogene Ende der Wirbelsäule. Vor der Rückenflosse und zwischen Bauchflossen und After existiert noch ein geringfügiger Rest des ehemals breiten, schönen Flossensaumes. An den Nasengruben bilden sich laterale Hautfortsätze aus, die medianwärts einander entgegenwachsen. Die rinnenförmig angelegten Aeste der Seitenlinien des Kopfes, so der Supraorbital- und der operculäre Teil des Operculomandibularkanals schliessen sich zu den definitiven Gruben, während der Ast des Unterkiefers in der Entwicklung hinter dem erstgenannten zurückbleibt und nur rinnenförmig persistiert. Der rechtwinklig abzweigende Supratemporalkanal und der Infraorbitalkanal sind noch nicht als Rinne nachweisbar.

Stadium V:

Durch den nun vollständig flach gelegten, horizontalen Unterkiefer rückt der „Unterkieferwinkel“ hinter den caudalen Augenrand und damit in seine definitive Lage. Der Flossensaum ist restlos abgebaut. In der Schwanzflosse ist äusserlich nichts mehr von dem eingebauten Ende der Wirbelsäule zu sehen.

Die bislang ventro-lateral inserierenden Brustflossen biegen medianwärts ein, sodass sie nicht mehr seitlich abstehen, sondern flach und nach hinten gerichtet der Bauchseite aufliegen. Inzwischen haben sich auch der Seitenlinienast des Unterkiefers sowie der Infraorbitalkanal zu Poren geschlossen und der Supratemporalkanal rinnenförmig angelegt. So bleibt er auch im definitiven Zu-

stand. Aus der medianen Vereinigung der beiden lateralen Hautfalten resultiert eine Hautbrücke, die die unpaare Nasenöffnung in eine vordere und hintere zerlegt (REINKE 1937). Die hypaxonomische Rumpfmuskulatur, die sich in den Stadien II, III, IV immer weiter ventralwärts ausdehnte, hat die Leibeshöhle von beiden Seiten umwachsen.

Die grossen, relativ frei liegenden Augen werden allmählich in die Kopfmuskulatur eingebaut. Die in Stadium IV äusserlich noch gut sichtbare Thymus wird nun vom Operkelrand überdeckt.

2. *Anatomisch-histologische Beschreibung der Stadien I—V.*

(Vergl. hierzu Abb. 13, p. 429 und Abb. 15, p. 431.)

Stadium I:

Ein niedriger Saum von Zylinderzellen bildet den kümmerlichen Überrest einstmals hoher Faltenzüge der Haftorgane. Degeneration und Abstossen der Zellen nach aussen führten zu der weitgehenden Atrophie der Drüsen.

Der stark zusammengeschmolzene Dottervorrat findet sich noch ventral rechts vom Darm, besonders aber links caudal in der Darmkrümmung. In dem Kolloid der Thyreoidea treten chromoprobe Vakuolen auf.

Die Cleithralspangen sind ventral nahe zusammengerückt und nur noch durch eine dünne Gewebelamelle voneinander getrennt. In der einheitlichen, knorpeligen Extremitätenplatte der Brustflossen setzt durch partielle Entwicklung und Auflösung des Vorknorpels die Abgliederung der Radialia ein (SWIRSKI 1880, Stadium V).

Das Parasphenoid differenziert sich ohne knorpeliges Vorstadium aus dem Bindegewebe. Zu gleicher Zeit haben sich unmittelbar vor dieser Anlage unter dem Ethmoidalknorpel Bindegewebszellen konzentriert, die — rostral ein breites Lager bildend — sich lateral bis zu den Zahnanlagen ausdehnen, weiter caudal jedoch sich nur auf die mediane Zone beschränken. Diese Zellen dürfen wohl als Osteoblasten angesehen werden, die mit den von Odontoblasten gebildeten Zahnsockeln früh eine Knochenplatte liefern: den rostralen Teil des unpaaren Vomer. WALTHER (1883) lässt diesen vordersten Abschnitt einzig und allein aus der Vereinigung von Cementplatten (Zahnsockeln) entstehen und constatiert nur für den caudalwärts weiter wachsenden Vomer eine rein bindege-

webige, von Zahnanlagen unabhängige Entstehung. Wahrscheinlich wurde der rasch vorübergehende, rein bindegewebige Charakter der rostralen, medianen Vomerzone infolge der gleichzeitigen Existenz von Zahnanlagen übersehen.

In Stadium I weisen einzelne Zahnanlagen des Ethmoidalknorpels bereits Dentinkegel auf, die durch Odontoblasten von den basal angelegten Zahnsockeln getrennt sind. Das Gewebe der Zahnanlagen geht kontinuierlich in die mediane, von Osteoblasten gebildete Verbindungszone über, in der noch keine Spur von Ossein sichtbar ist.

Zu dieser Zeit entstehen auch die Pharyngaea superiora und inferiora durch Vereinigung der an der Basis der Zahnkegel gebildeten Knochenplättchen. Auf dem dorsalen Teil der Kiemenbogen erscheinen weitere — in 2 Reihen angeordnete Zahnanlagen. Am oberen, dem Stylohyale nahen Ende des Hyoidbogens treten die 1. Osteoblastenherde der Radii branchiostegi in Erscheinung.

Ventral zwischen den Muskelbündeln des M. sterno-hyoideus differenziert sich das Urohyale, ein bei *Esox lucius* zu beträchtlicher Grösse heranwachsender Deckknochen.

In der Analflosse lassen sich bereits vorknorpelige Herde — die Anlagen der Radien (Somactidien) erkennen.

Die leicht zu Falten aufgeworfene Epidermis der medialen Zone der Bauchhaut hat sich zu 5—6 Schichten verdickt, in der die eigentümlichen, unregelmässig zerstreuten Blaszellen noch zahlreich vertreten sind. (Abb. 27, p. 437.)

Die superepidermale, homogene, basal von Bindegewebszellen durchsetzte Schicht des Coriums bildet ebenfalls zwei symmetrische Hügel, die gegen die Epidermis vorstossen.

Caudal vom Schultergürtel hat die hypaxonische Rumpfmuskulatur $\frac{4}{5}$ der Leibeshöhle umwachsen.

Die Pseudobranchie wird allmählich in der von MAURER (1884) beschriebenen Weise in das Munddach eingebaut. Die Verwachsung zwischen der Epitheldublikatur an der Basis der Pseudobranchie mit der des Gaumens ist erst im rostralen Bereich verwirklicht. Der weitaus grösste, vom Hyomandibulare abgerückte und der Schädelbasis genäherte Teil der Pseudobranchie ragt noch frei in die Mundhöhle.

Der Darm nimmt einen ausgeprägt s-förmigen Verlauf, indem der Magen ganz nach links, der Mitteldarm hinter dem Pylorus

ganz nach rechts verlagert ist und hinter der caudalen Dottergrenze in die Medianlinie übergeht.

Am Oesophagus ist ausser der Differenzierung der Sinnesknospen (SK) im Epithel der rostralen Zone keine nennenswerte Neubildung aufgetreten. (Abb. 21, p. 434.) Die in einzelne Fasern locker aufgeteilte Längsmuskulatur weist noch keine Querstreifung auf.

Auch der Magen begegnet uns in mehr oder weniger unveränderter Form. Seine in caudaler Richtung eingetretene Verlängerung ist ablesbar am Anteil der quergestreiften Muskulatur, die — vom Oesophagus her einziehend — nur noch durch die 1. Hälfte der Drüsenzzone sich erstreckt und von innen nach aussen fortschreitend allmählich durch die glatte innere Ring- und äussere Längsmuskulatur ersetzt wird. Das Magenepithel geht hinter dem Pylorus unvermittelt in das einschichtige Zylinderepithel des stark erweiterten Mitteldarms über, dessen Zellen sich in einen helleren basalen und dunkleren apikalen Teil differenziert haben. Der länglich tropfenförmige Kern liegt unterhalb der dunkler gefärbten Zone. In den Zylinderzellen der Faltenfiste lassen sich kleinere und grössere Vakuolen erkennen — Anzeichen der Resorption?

Die Längs- und Querfalten nehmen in der üblichen Weise von vorne nach hinten an Höhe und Dichte zu. Die glatte Ringmuskulatur umfasst 1—3, die Längsmuskulatur 1—2 Schichten. Die sonst unmittelbar hinter der Bauchflosse liegende, kräftige Bauhin'sche Klappe kann bereits schon etwas caudalwärts verschoben sein — ein Anzeichen für das nun einsetzende, intensive Darmwachstum. Das entscheidend Neue des in seiner Konstitution nahezu unverändert gebliebenen Enddarms ist sein Durchbruch nach aussen. Das Schleimhautepithel reicht bis dicht unter die Körperoberfläche und setzt sich kontinuierlich in die Epidermis fort. Der Umschlagsrand der Körperhaut ist kaum eine Zelllänge tief, der ektodermale Anteil an der Bildung des Afters somit äusserst gering.

Die Milz liegt noch auf der linken Dorsalseite des Mitteldarmes etwa im 11./12. Muskelsegment, um die Länge zweier Myomeren vom rostral liegenden Pylorus entfernt.

Die dorsal median über dem Darmtractus sich hinziehende Schwimmblase durchmisst ungefähr die Hälfte der Strecke zwischen Brust- und Bauchflossenbasis.

Die Gallenblase ist rostralwärts vorgerückt und liegt mit ihrem vorderen Ende ungefähr in der Mitte zwischen Pylorus und Ansatzstelle der Brustflosse.

Stadium II:

Geringe Spuren des grosskernigen Dotterentoderms finden sich — von Pigmentzellen umgeben — im Darmbogen hinter dem Pylorus (ZIEGLER 1894); das Dottermaterial selbst ist restlos aufgebraucht.

Rücken- und Afterflossen besitzen nun gut ausgebildete Radien (Somactidien), die an ihrem oberen Ende caudalwärts abgelenkt sind und jeweils ein distales, kleines Knorpelstück aus der Grundmasse der Radialia abgesprengt haben.

Lepidotrichen sitzen als mesenchymatische Verdickungen den isolierten Knorpelstücken auf.

Den letzten 11 ventralen, zu Hypuralia umgebauten Wirbelbogen, von denen der 7. dichotom gegabelt ist, entsprechen auf der Dorsalseite der Chorda 7 Epuralia.

Die Teilung der Schwanzflosse in einen späteren dorsalen und ventralen Flügel prägt sich bereits in der Divergenz der Hypuralia aus, deren 1.—8. Strahl in ventraler, 9.—11. Strahl in dorsaler Richtung abbiegen. Sie bilden die Insertionsstelle der Lepidotrichen.

In der Bauchflosse erscheint die einheitliche, vorknorpelige Anlage des Beckens.

Nasalia und Frontalia sind als Deckknochen differenziert. Die knorpeligen Procoracoidteile der rechten und linken Schultergürtelhälfte sind soweit ventralwärts gerückt, dass sie sich beinahe berühren.

In der medianen Bauchhaut finden sich keine „Blasenzellen“ mehr. Der gesamte Rumpfdarm steht unter dem Zeichen intensiven Längenwachstums, das schliesslich zu echter Kniebildung und dadurch zum Auftreten eines auf- und absteigenden Mitteldarmastes führt. Die Ringfalte des stark gestauchten und deshalb verbreiterten Enddarmes kommt dabei weit hinter die Basis der Bauchflosse zu liegen.

Das histologische Bild des Oesophagus hat sich nicht merklich verändert. Die nun deutliche Querstreifung aufweisenden Fasern der Längsmuskelschicht ziehen zusammen mit der nach aussen sich

anschliessenden Ringmuskelschicht bis zum Anfang der Drüsenzzone des Magens. Der weitaus grösste Teil des letzteren, der sich stark erweitert und zu einem spindelförmigen Sack verlängert hat, besitzt nun glatte Muskulatur. Unter den Tubuli der Magendrüsen, die den Hauptteil der Magenwand bilden, liegt die lockere dünne und noch wenig differenzierte bindegewebige Schicht, an die sich die mächtige, innere Ring- und 2—3 Zellschichten dicke, äussere Längsmuskelschicht anschliesst.

Der Übergang des Pylorusepithels in die Mucosa des Mitteldarmes ist durch eine Zone stark vakuolisierter Zylinderzellen charakterisiert, deren apikaler Teil keinen Stäbchensaum besitzt. Letzterer erscheint erst bei den typisch hohen, schmalen Zylinderzellen des Mitteldarmes. Zahlreiche, sehr grosse Zellen sind im Lumen des ganzen Mitteldarmabschnittes anzutreffen, wahrscheinlich ausgewanderte Lymphzellen, die — haben sie einmal die Epithelgrenze überschritten — ihre Bedeutung für den Organismus verloren haben (OPPEL 1897). Eine dünne Lage spindelförmiger Zellen, die noch in Differenzierung begriffene, für Mittel- und Enddarm typische Muscularis mucosae, grenzt das lockere, subepitheliale Bindegewebe von der Schleimhaut ab.

Die Zylinderzellen des Enddarms unterscheiden sich insofern von denen des Mitteldarms, als sie etwas höher sind und eine stärker vakuolierte, wenig oder nicht färbbare, distale Partie besitzen, von der sich der proximale, den Kern enthaltende Zellabschnitt dunkel abhebt. Im letzten Drittel des Enddarms ist die Mucosa auch zur Querfaltenbildung übergegangen.

Die dem Pylorus angelagerte Milz rückt weiter ventralwärts.

Die Schwimmblase durchmisst $\frac{2}{3}$ der Strecke zwischen Brust- und Bauchflossenbasis und wird von dem sich verlängernden Magen allmählich eingeholt.

Die Harnblase vergrössert sich stark und stösst links vom Enddarm rostralwärts vor. Sie steht mit den beiden Uretern durch einen aus der Vereinigung ihrer caudalen Abschnitte entstandenen, unpaaren Gang in Verbindung. Die Gallenblase nimmt ihre definitive Lage rostral vor dem Knie des Mitteldarmes ein und endet auf gleicher Höhe mit dem rostralen Rand der Schwimmblase.

Durch das intensive Wachstum des gesamten Rumpfdarmes hat sich nun die Mündungsstelle des Ductus choledochus um ein beträchtliches Stück vom Pylorus entfernt.

Stadium III:

Vor dem gut entwickelten Maxillare differenziert sich das Praemaxillare als Deckknochen. In der basalen, knorpeligen Extremitätenplatte der Brustflossen vollzieht sich die Abgliederung in die definitiven 5 Radialia.

Die Lepidotrichen der paarigen wie unpaaren Flossen weisen Spuren der Verknöcherung auf. Da das Brustflossenskelett bei *Esox lucius* nur aus dem paarigen Basipterygium besteht und keine Radien ausgebildet werden (SEWERTZOFF 1934), sitzen die Lepidotrichia unmittelbar dem hinteren Rande des Pelvis auf.

Das Knie der voll ausgebildeten Darmfalte des Mitteldarmes, dessen aufsteigender, noch stark erweiterter Ast in der Gegend der Bauchflossen beginnt, reicht bis dicht hinter die Basis der Brustflosse. Die Wandung des Magens ist durch die nun einsetzende Differenzierung des subepithelialen Bindegewebes in die definitiven Schichten der Propria und Submucosa ausgezeichnet. Jetzt gelangen auch Pylorusdrüsen zur Ausbildung. Die starke Vakuolisierung der Epithelzellen, die im vorigen Stadium auf die Pylorus/Mitteldarmgrenze beschränkt blieb, hat nun den ganzen letzten Abschnitt des Magens ergriffen. Ein Schleimpfropf schliesst den apikalen, vakuolenreichen Zellabschnitt gegen das Darmlumen ab.

Die durch das intensive Wachstum bedingte caudale Verlagerung der Bauhin'schen Klappe ist durch Rückkehr der letzteren in die Gegend der Bauchflosse wieder ausgeglichen und ihre ursprüngliche wie endgültige Lage damit erreicht.

Der Enddarm setzt sich durch beträchtliche Erweiterung seines Darmlumens vom Mitteldarm ab. Hinter der Bauhin'schen Klappe und im letzten Drittel des Enddarmes an der Übergangsstelle zu kubischem Epithel ist die Mucosa auch zu starker Vakuolisierung übergegangen, hat — ähnlich dem Pylorusepithel — ganze Faltenpartien ergriffen und deren Epithel zu grossen, blasigen Zellen aufgetrieben (Abb. 26, p. 437). Stellen diese Zonen Herde besonders intensiver Bildung von Becherzellen dar? Es könnte diese Lösung für den Enddarm vielleicht zutreffen, für den Pylorus und letzten Magenabschnitt jedoch nicht, werden dort doch nie Becherzellen ausgebildet. Es besteht jedoch — mit Ausnahme des Schleimpfropfes der Pyloruszellen — eine grosse Übereinstimmung im Aussehen und in der Reaktion dieser vakuolisierten Zellen auf

Reagenzien. Der blasige Zellabschnitt lässt sich bei gewöhnlicher Färbung mit Haematoxylin DELAFIELD/Eosin oder Haematoxylin HEIDENHAIN/Lichtgrün nicht anfärben. Auch bleiben die „Blasenzellen“ des Pylorusgebietes bei Anwendung der Azanfärbung (wie es in Stadium IV geschehen ist) ungefärbt, (vorausgreifend sei vermerkt, dass der Enddarm zu dieser Zeit keine derartigen vakuolisierten Zellen mehr besitzt).

Die Milz liegt nun vollständig ventral am Pylorus in der Gegend der Bauchflosse. Das caudale Ende der Schwimmblase hat sich auch bis in diese Region ausgedehnt. Die seitliche Ausstülpung der Harnblase erreicht $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ der Länge des Enddarmes.

Im Vergleich zu Stadium II hat sich die Strecke zwischen Pylorus und der Mündung des Ductus choledochus um ein bedeutendes Stück noch verlängert.

Stadium IV:

Eine hohe, mediane Längsfalte aus indifferentem Epithel erhebt sich vom Boden der Riechgrube gegen die beiden, medianwärts einander entgegenwachsenden Epidermiskuppen, die sich zu vereinigen trachten. REINKE (1937) hebt diese Art der Bildung einer vorderen und hinteren Nasenöffnung als einen besonderen bei *Esox lucius* und *Salmo salar* verwirklichten Typus hervor. Im Innern der Chorda (in der Gegend des vorderen Rumpfes) finden sich die ersten Auflösungsbezirke.

Zahnanlagen der Mundhöhle treten mit den Praemaxillaria in Verbindung. Auch die unpaaren Copulae — mit Ausnahme des Glossohyale — besitzen vereinzelt Zahnbildungen.

Dorsal am Kopf und dorso-lateral an den Rumpfseiten ist im bindegewebigen Teil der Cutis die Schuppenbildung im Gange. Die Schleimkanäle der Seitenlinie — so der Operkelast, der dorsale Augenast und Unterkieferast — werden von den zugehörigen Knochen rinnenförmig oder total umschlossen. Der ventrale Augenast (Infraorbitalkanal) ist nur in Sinnesknospen differenziert.

Das zuweilen 6-schichtige Epithel der Mundhöhle ist stark gefältelt und durchsetzt von zahlreichen Becherzellen und Sinnesknospen, die sich zwischen den Zähnen, auf dem Glossohyale und den Kiemenbögen finden.

Die Pseudobranchie ist in ihrem letzten, caudalen Drittel noch nicht mit dem Epithel und Bindegewebe des Munddaches ver-

wachsen. Das mehrschichtige, aus polygonalen bis flachen Zellen sich aufbauende Epithel des Oesophagus wird annähernd in ganzer Höhe von Schleimzellen durchsetzt und grenzt unmittelbar an die noch spärlich entwickelte Propria, die sich direkt unter der Mucosa hauptsächlich aus zirkulär verlaufenden Bindegewebsbündeln zusammensetzt und sich weiter aussen nach allen Richtungen zerstreut.

Quergestreifte Längsmuskelfasern ziehen — eingebettet in intermuskuläres Bindegewebe, das kontinuierlich in die Propria übergeht — bis tief in die Primärfalten ein. Sekundärfalten sind frei von Längsmuskulatur, der sich nach aussen eine ziemlich mächtige Ringmuskelschicht anschliesst.

Die letzten quergestreiften, ösophagealen Muskelfasern finden sich ungefähr auf gleicher Höhe mit dem „Knie“ des Mitteldarmes.

Das Schleimhautepithel wird allmählich zylinderförmig und weist bis zum Beginn der Drüsenzzone des Magens Becherzellen auf. Direkt im Anschluss an die Mucosa des Magens findet sich zwischen den tubulösen Drüsen lockeres, reticuläres Bindegewebe, das jedoch zugunsten des fasrigen Bindegewebes der Propria stark zurückgedrängt ist. Nur unter den grossen Faltenzügen des Magens existiert eine ausgeprägte, lockere Submucosa, in unmittelbarem Kontakt zur Propria. Eine Muscularis mucosae fehlt (Abb. 22, p. 435). Den Übergang des Pylorusepithels in die Schleimhaut des Mitteldarmes charakterisieren noch immer vakuolisierte Epithelzellen, deren apikaler Teil mit Azan ungefärbt bleibt.

Die Mucosa des Mittel- und Enddarmes ist frei von diesen Zellen, aber reich übersät von vollausgebildeten, sezernierenden Becherzellen. Sie sitzt einer schwach erkennbaren Muscularis mucosae auf. Die noch sehr gering entwickelte Submucosa ist durch eine charakteristische Membrana compacta gegen die aus reticulärem Bindegewebe bestehende Propria abgegrenzt, teilt sich dann in lockere Faserbündel auf, an die sich die cirkuläre und longitudinale Muskulatur anschliesst.

Während der aufsteigende Ast durch sehr niedere Faltenzüge ausgezeichnet ist (Abb. 23, p. 435), kennzeichnen den absteigenden Ast doppelt bis dreifach so hohe Falten (Abb. 24, p. 436).

Die Wandung des Enddarmes unterscheidet sich prinzipiell nicht von der des Mitteldarmes (Abb. 25, p. 436). Nur die Mucosa gibt einen etwas anderen Aspekt. Während die Zylinderzellen des

Mitteldarmes aus körnigem, mit Azan gleichmässig rötlich sich anfärbendem Plasma bestehen, weist der apikale Teil der etwas höheren Zylinderzellen des Enddarmes tiefblaue, in hellen Vakuolen gelegene Körnchen auf. Der basale, den Kern enthaltende rötliche Zellabschnitt hebt sich dunkler von der distalen Partie ab.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass der Aufbau der Wandung des gesamten Darmtractus den Verhältnissen eines adulten Hechtes entspricht.

Stadium V:

Der sehr grosse, spindelförmige Magen, dessen Pylorus unter der Basis der Bauchflosse liegt, nimmt den Hauptteil der Bauchhöhle ein.

Der Mitteldarm bildet jetzt den dünnsten Abschnitt des ganzen Darmes. Die Bauhin'sche Klappe, hinter der sich der Enddarm beträchtlich erweitert, liegt caudal von der Bauchflosse auf gleicher Höhe mit dem Hinterrand der Milz, der vom rostralen Ende der Harnblase berührt wird.

Die Proportionen und Lagebeziehungen der inneren Organe zueinander entsprechen nun nahezu denjenigen eines Adulttieres.

3. Verhalten des Junghechtes in dieser Periode.

Kurz nach der Füllung der Schwimmblase mit Luft, wenn die Hechte im Wasser „stehen“, setzen auch die 1. Fressversuche ein. Die Art der Erfassung der Beute unterscheidet sich von Anfang an in nichts von der des erwachsenen Hechtes, nur ist die Zielsicherheit noch sehr gering. Im Hinterhalt lauernd, verfolgt der Junghecht mit lebhaftem Augenspiel seine Beute und stösst unter Entspannung der vorher s-förmig gekrümmten Wirbelsäule blitzschnell nach vorne. Die Beute wird unzerkleinert verschlungen.

Nach SCHÄPERCLAUS (1933) erschwert diese Art Fressgewohnheit, verbunden mit der Endständigkeit des Maules, die Verwertung tief im Schlamm steckender Nährtiere und verweist die Fische mehr auf die freisitzenden und beweglichen Formen. Schon sehr früh (bereits in Stadium II) tritt Kannibalismus auf.

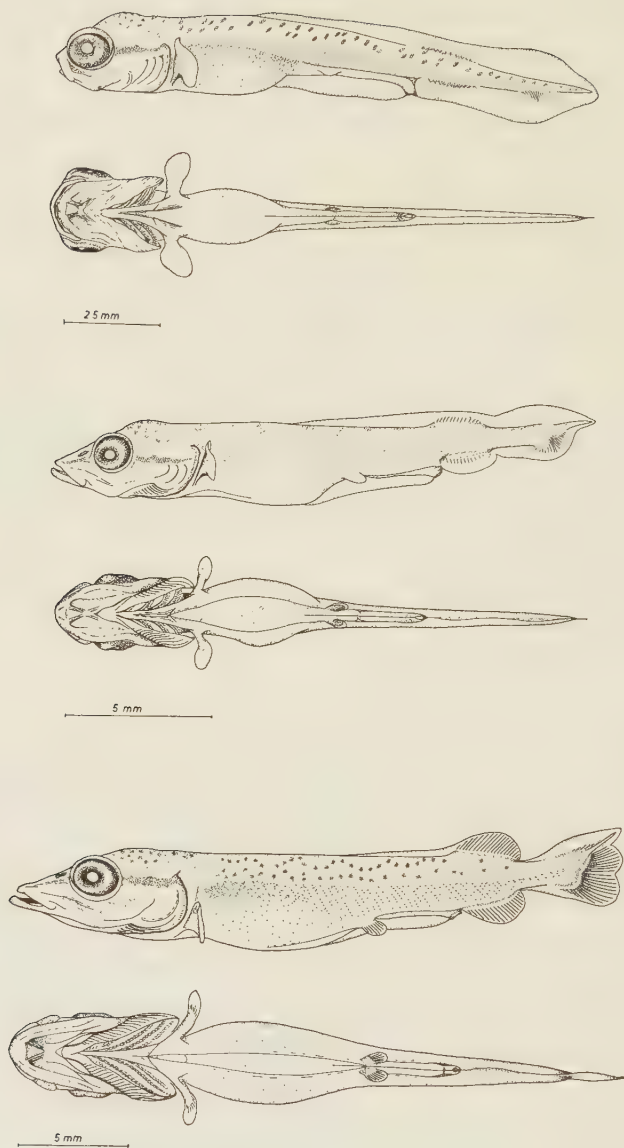


ABB. 12.
Morphologie der Stadien I—III der freien Phase.

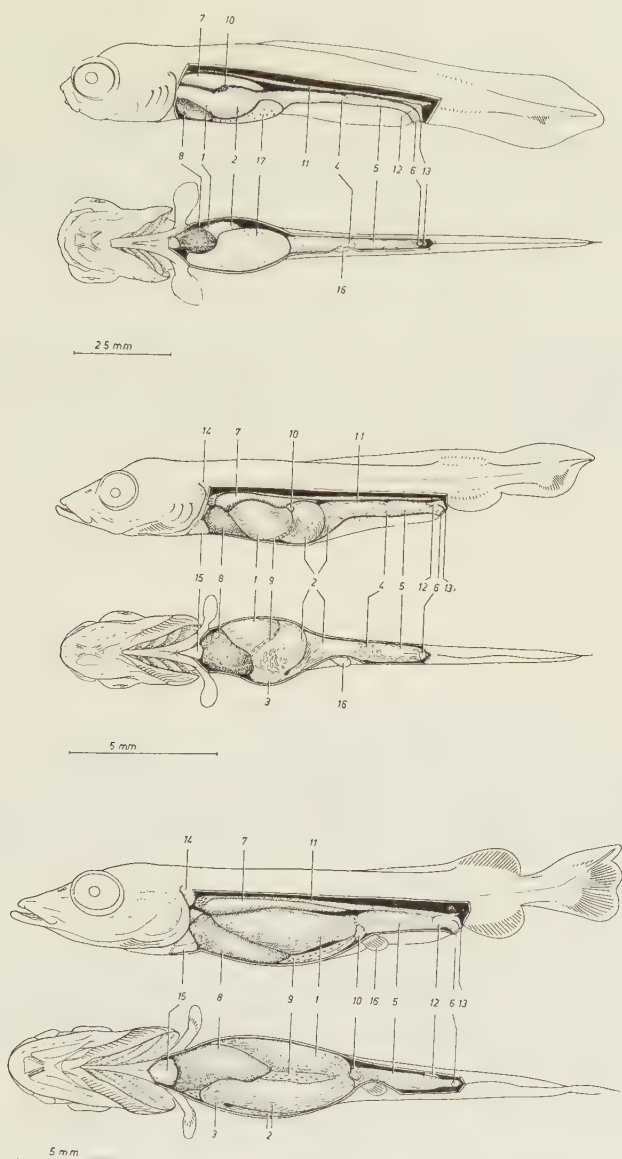


ABB. 13.

Anatomie der Stadien I—III der freien Phase.

- 1) Magen. — 2) Mitteldarm. — 3) « Knie » des Mitteldarmes. — 4) Ringfalte. — 5) Enddarm. — 6) Anus. — 7) Schwimmblase. — 8) Leber. — 9) Pancreas. — 10) Milz. — 11) Niere. — 12) Harnblase. — 13) Oeffnung der Harnröhre, späterer Genitalporus. — 14) Thymus. — 15) Herz. — 16) Bauchflosse. — 17) Dotter.

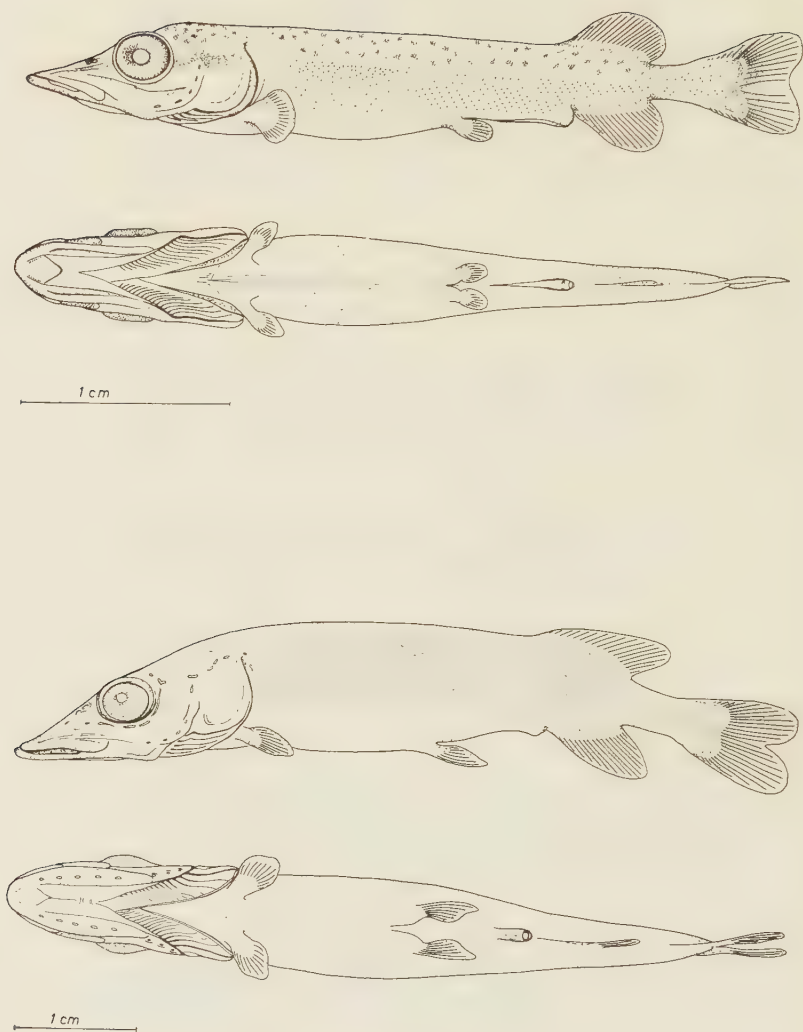


ABB. 14.
Morphologie der Stadien IV und V der freien Phase.

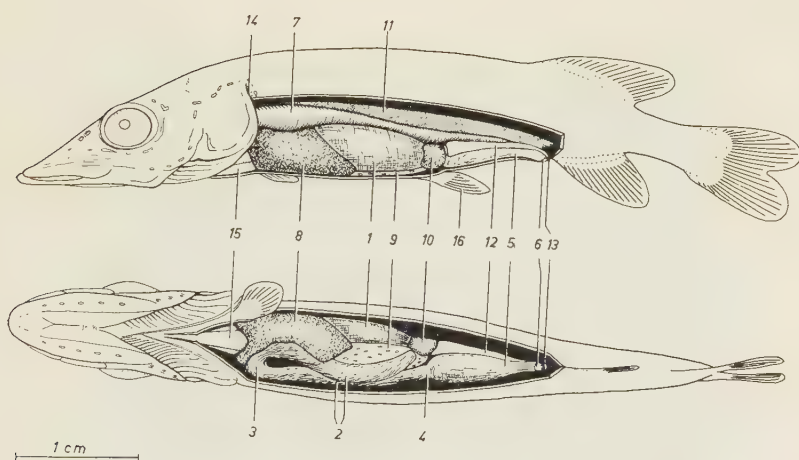
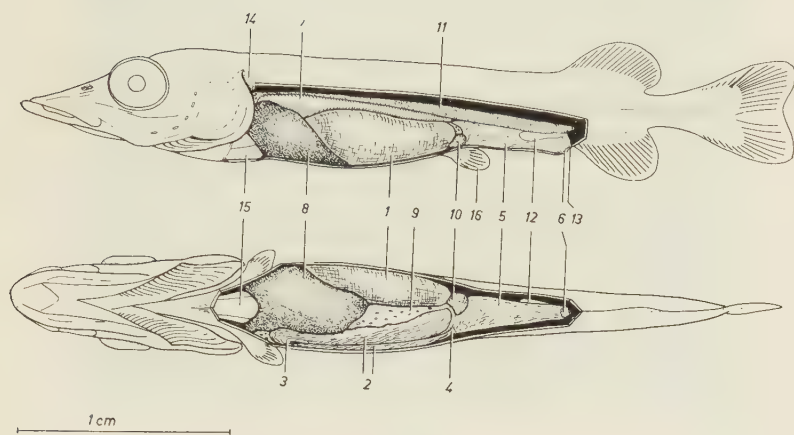


ABB. 15.

Anatomie der Stadien IV und V der freien Phase (Zeichenerklärung s. Abb. 13).

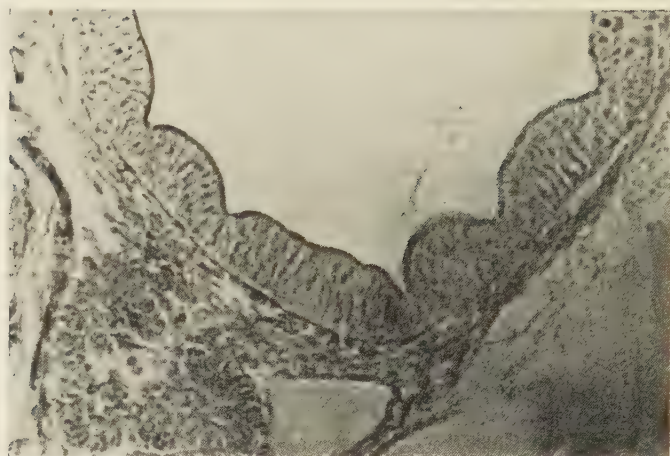


ABB. 16.

Rostraler Rumpfdarm, transversal, aus Stadium 3 früh.
Mucosa in Vorphase. (Mikrophoto.) Vergr. 380: 1.

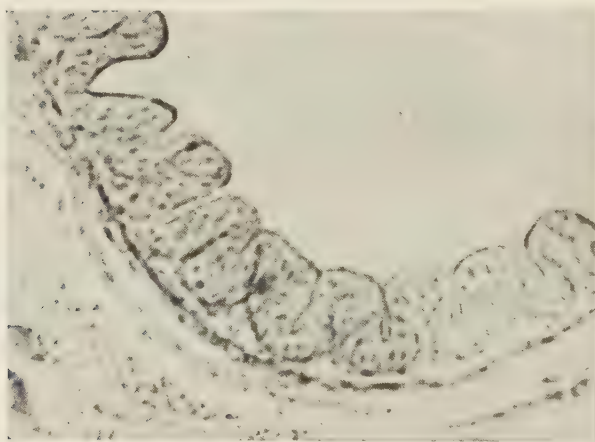


ABB. 17.

Mitteldarm mit echten Längsfalten, transversal, aus Stadium 3 spät.
(Mikrophoto), Vergr. 300: 1.



Abb. 18.

Rumpfdarm mit echten Querfalten, sagittal, aus Stadium 4 (Mikrophoto),
Vergr. 320: 1.

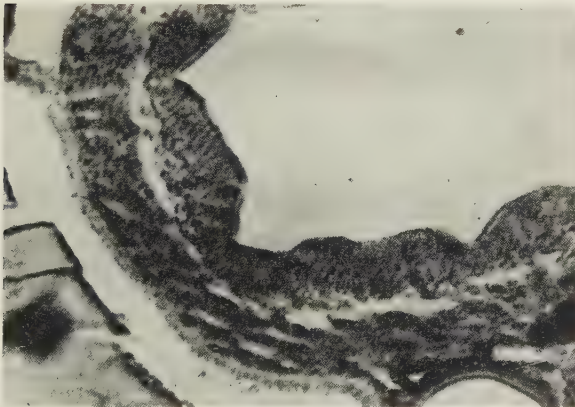


Abb. 19.

Magenepithel in Vorphase, noch ohne Fundusdrüsen, Stadium 3 spät,
transversal (Mikrophoto), Vergr. 290: 1.



Abb. 20.

Magenepithel, Fundusdrüsen (Fd) in Bildung, Stadium 4, transversal
(Mikrophoto), Vergr. 400: 1.

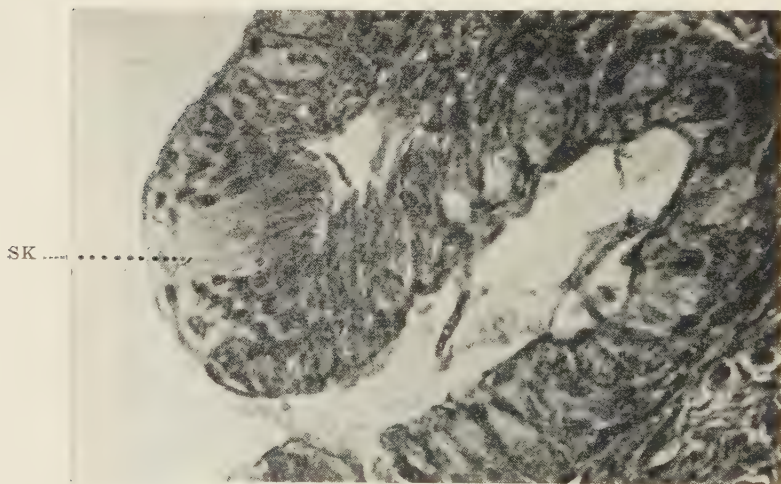


Abb. 21.

Sinnesknospe (SK) im Oesophagusepithel, Stadium IV, transversal
(Mikrophoto), Vergr. 540: 1.

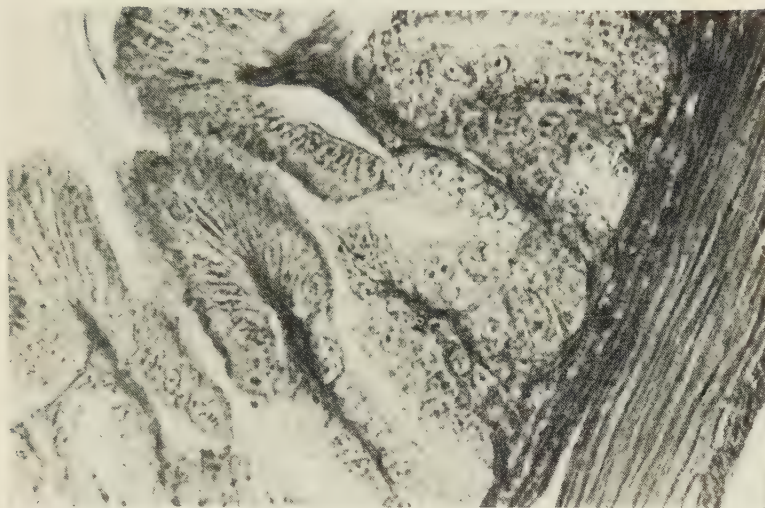


ABB. 22.

Magenwand, transversal, Stadium IV (Mikrophoto), Vergr. 500: 1.



ABB. 23.

Mitteldarm, aufsteigender Ast, transversal, Stadium IV (Mikrophoto),
Vergr. 185: 1.

Membrana
compacta

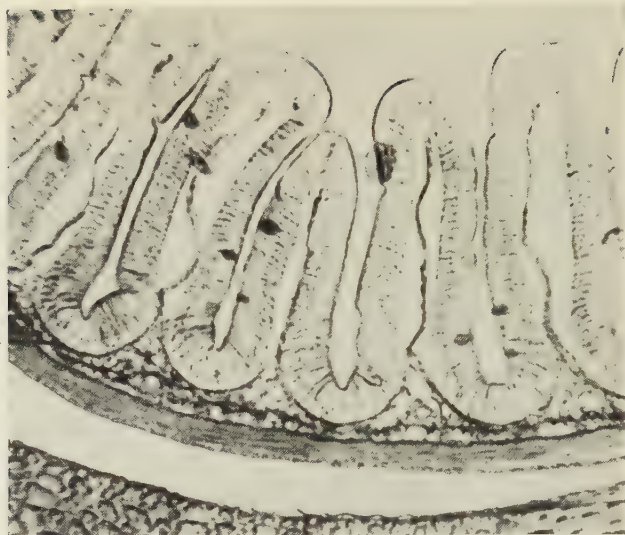


ABB. 24. — Mitteldarm, absteigender Ast, transversal, Stadium IV
(Mikrophoto), Vergr. 180: 1.



ABB. 25. — Enddarm, sagittal, Stadium IV (Mikrophoto), Vergr. 500: 1.

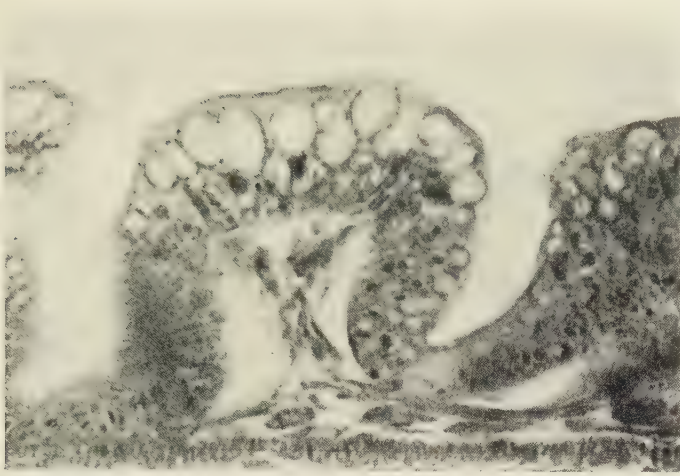


Abb. 26.

Vakuolisiertes Enddarmepithel, sagittal, Stadium III (Mikrophoto), Vergr. 500 : 1

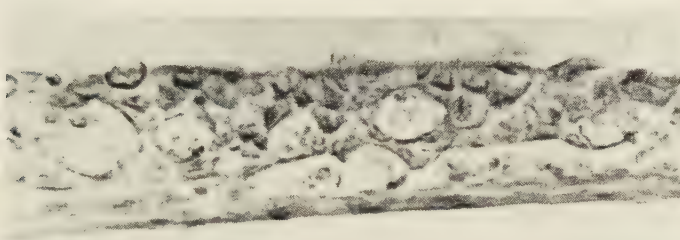


Abb. 27.

Mediale Zone der Bauchhaut mit «Blasenzellen», Stadium I, sagittal (Mikrophoto), Vergr. 550 : 1.

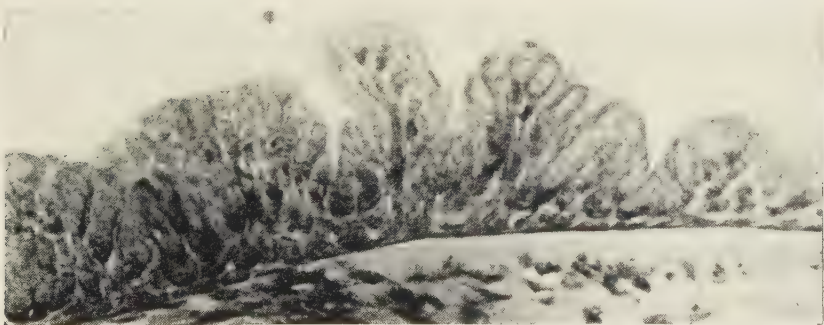


Abb. 28.

Epithel der Haftorgane, transversal, Stadium K (Mikrophoto), Vergr. 500 : 1.



Abb. 29.

Transversalschnitt durch das rechte Haftdrüsenpolster, Stadium 2.

1) Deckschicht der Epidermis. — 2) Sinnesschicht der Epidermis. — 3) Normale Epidermis. — 4 a) kolbenförmige Zylinderzellen des Haftdrüsenepithels. — 4 b) kubische Zylinderzellen des Haftdrüsenepithels (Mittelfeld). — 4 c) kubische Zylinderzellen der lateralen Ränder des Haftdrüsenepithels. — 4 d) Becherzellen des Haftdrüsenepithels. — 4 e) Becherzellen der normalen Epidermis. — 4 f) dotterhaltige Vakuolen. — 5) abgesondertes Haftsekret. — 6) Riechgrube. — 7) Augenbecher. — 8) Linse.

III. RELATIVES WACHSTUM VERSCHIEDENER KÖRPERABSCHNITTE DES JUNGHECHTES WÄHREND DER POSTEMBRYONALPHASE.

Im Anschluss an die auf morphologisch und anatomisch-histologischem Wege erzielte Erfassung der Veränderungen während der Ontogenese von *Esox lucius* ist es von nicht unbedeutendem Wert, die Formwandlungen, die der Organismus während dieser Entwicklung durchläuft, auch mit den Methoden einer dynamischen Morphologie zu untersuchen, ist doch die organische Form (nach v. BERTALANFFY 1951) in wesentlichem Ausmass nichts als ein Ausdruck gerichteter Wachstumsprozesse. Da bestimmte Teile mit grösserer Geschwindigkeit wachsen als andere, ist die Gestalt des Tieres wesentlich durch das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Teile nach den verschiedenen Richtungen des Raumes bestimmt und kann damit einer dynamischen Morphologie erschlossen werden.

Das einfache Prinzip der Formwandlung besteht darin, dass die Wachstumsgeschwindigkeit eines bestimmten Teiles y zu derjenigen eines anderen Teiles oder des Gesamtkörpers x in einem konstanten Verhältnis steht, was sich mit der allometrischen Wachstumsformel

$$y = bx^a \quad \text{oder} \quad \log y = \log b + a \log x$$

ausdrücken lässt.

y = Grösse des jeweiligen Organs (in Längen- oder Gewichtseinheiten).

x = entsprechende Körper- oder Gesamtkörpergrösse.

b = Integrationsconstante, die den Wert von y für $x = 1$ angibt.

a = charakteristische Konstante der Allometrie, die das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten von y + x angibt. Sie ist gekennzeichnet durch den Neigungswinkel, den die bei logarithmischer Auftragung gebildete Gerade mit der Abszisse bildet ($a = \tan \alpha$) (v. BERTALANFFY, 1951).

In vorliegendem Fall wurden nur Längenmessungen verschiedener Körperstrecken ausgeführt, über deren Definition Abschnitt c des Kapitels „Material und Technik“ informiert.

Die erhaltenen Werte der Körpermasse 2—29 (= y Werte) wurden gegen die Gesamtkörperlänge 1 (= x Wert) bilogarithmisch

aufgetragen und ergaben jeweils verschiedene Gerade, deren Neigungswinkel a ($= \tan \alpha$) bestimmt und in Tabelle 5 *a-c*, pp. 462-464, zusammengestellt wurden.

Die Bestimmung von a erfolgte durch Ermittlung der jeweiligen Winkelgrade (mittels eines Winkelmessers) und deren Übertragung in die entsprechenden numerischen Werte, die leicht aus einer Logarithmentafel zu ersehen waren.

Wie bereits in Abschnitt *c* (Material und Technik) erwähnt wurde, liegen den allometrischen Kurven der Serien I, II, III Mittelwerte zugrunde, deren Streuungen und Variationskoeffizienten für Serie I und II in der angegebenen Weise berechnet wurden. Sie sind in Tab. 4 *a-f*, pp. 458-461, zusammengestellt. In der grossen Variabilität der Streuungswerte kommt der Einfluss der verschiedensten Faktoren (Ernährung, Temperatur, Raumdichte, Hormone, Erbfaktoren, usw.) auf das Wachstum der untersuchten Fische zum Ausdruck. So deutet der beträchtliche Anstieg der Streuungswerte $\sigma_{\bar{x}}$ (spez. in Serie I) bei zunehmendem Alter der Fische darauf hin, dass die Oscillation der Einzelwerte wohl in stärkstem Masse durch die Ernährungsverhältnisse bedingt ist (worauf EINSELE 1948 ganz allgemein schon hinwies). Auch beim Aufwuchs in der freien Natur konnten sehr erhebliche Längsstreuungen festgestellt werden, wie aus dem Vergleich der aus der Literatur bekannten Werte hervorgeht.

So gibt für *Esox lucius*

WILLER	(1924) im 1. Jahr	eine Gesamtlänge von 15—20 cm
MAYENNE	(1925) in 6 Monaten	„ „ „ 10—20 cm
HOPKE	(1934) im 1. Jahr	„ „ „ 40 cm
SCHÄPERCLAUS	(1933)	
	i. Herbst d. 1. Js.	„ „ „ 10—30 cm
EINSELE	(1948) in 5 Monaten	„ „ „ 31 cm
NAWRATIL	(1954) im 1. Jahr	„ „ „ 25—47 cm an.

Ein schlechtes Wachstumsjahr kann durch besseres Wachstum im nächsten oft ausgeglichen werden, was besagt, dass das Wachstum bei Fischen weniger an das Alter als an die Lebensbedingungen geknüpft zu sein scheint (WURMBACH 1951).

Analyse der allometrischen Kurven.

(vgl. hierzu die Abb. 30—61, pp. 453-457).

L 2:

Das Wachstum dieser Teilstrecke zeichnet sich in den ersten Stadien der Anheftungsphase durch eine schwache negative Allometrie aus ($a = 0,3$). Mit Beginn des Stadiums 4, d. h. zu einer Zeit, da Mund und Kiemen geöffnet sind, setzt eine starke Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit ein, die zu einer positiven Allometrie von $a = 2,0$ führt und während des Stadiums I der freien Phase gleichmässig andauert. Mit Beginn des Stadiums II ist in der Ontogenese der Kopf- und Mundregion jener Zustand erreicht, da der Unterkiefer die Kopfspitze bildet, die Teilstrecke L 2 allmählich in L 3 übergeht und die Wachstumsgeschwindigkeiten der nächsten Phasen denen von L 3 entsprechen.

L 3:

Mit einem etwas schwächeren, negativ allometrischen Wachstum ($a = 0,2$) als L 2 zeichnet sich das Wachstum dieser Teilstrecke aus. Bereits in Stadium 3 der Anheftungsphase tritt jedoch eine erhebliche Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit ein; die Zone erreicht durch die — bis zum Ende des Stadiums II der freien Phase — unveränderte Wachstumskonstante $a = 2,5$, dass der Unterkiefer länger als der Oberkiefer und somit zur eigentlichen, definitiven Kopfspitze wird; L 3 ist mit L 2 identisch. Mit Erreichung dieses Zieles fällt auch die Wachstumsintensität stark ab, bleibt bis zu Beginn des Stadiums IV noch schwach positiv allometrisch ($a = 1,3$), um dann in isometrisches Wachstum ($a = 1,0$) umzuschlagen und — wie aus dem Vergleich mit Adulttieren zu entnehmen ist — diese Intensität unverändert beizubehalten.

L 4 und L 7:

Die Wachstumskurve der Teilstrecke L 4 wird durch das Verhalten des Unterkiefers einerseits, durch das Verhalten des Operkels andererseits geprägt. Das in den ersten zwei Stadien der Anheftungsphase negativ allometrische Wachstum ($a = 0,6$) wird zu Beginn des dritten Stadiums von einer stark positiven Allometrie von $a = 3,3$ abgelöst, die bis zum Stadium II der freien Phase andauert, dann auf $a = 1,4$ abfällt und von Stadium IV an in isometrisches Wachstum übergeht.

Die für Serie III nicht von der Unterkieferspitze sondern von der Kopfspitze aus gemessene Teilstrecke L 4 weist zunächst eine geringere Wachstumsintensität von $a = 2,0$ auf, erreicht aber wie L 2 und L 3 mit Beginn des Stadiums II der freien Phase die gleichen Werte wie Serie I und II.

Interessant ist das Verhalten des Operkelwachstums (der Serie I und II), dessen zunächst positive Allometrie ($a = 2,5$) die — gegenüber L 3 — etwas höher liegenden Werte der zwei letzten Stadien der Anheftungsphase zum Teil mitbedingt, mit Beginn der freien Phase aber unvermittelt in isometrisches Wachstum ($a = 1,0$) umschlägt und dies bis zum Stadium V beibehält. Abgesehen von der Teilstrecke D 18 erreicht diese Körperzone am frühesten ein zur Gesamtkörperlänge proportionales, den Adulttieren entsprechendes Wachstum.

Die den Serien I und II nicht ganz identische Zone L 7 der Serie III weist in der ersten Wachstumsetappe eine etwas höhere Wachstumsintensität ($a = 3,3$) auf und fällt bereits im Stadium 4 der Anheftungsphase in ein annähernd isometrisches Wachstum ($a = 1,15$).

(SPRENGER 1945 fand für die gleiche Zone Werte von $a = \text{ca } 3,2$ und $a = 1,0$.)

L 5:

Ein ganz anderes Bild ergibt sich nun hier. Durch Aenderungen der Wachstumsintensität, die sich in den Knickstellen der Geraden kundtun und zum gleichen Zeitpunkt wie bei L 3 und L 2 eintreten, zerfällt L 5 zwar ebenfalls in 4 deutlich voneinander unterscheidbare Etappen. Doch kommt es niemals zu negativer Allometrie. Diese Körperstrecke zeichnet sich vor allen anderen durch ein anfänglich äusserst intensives Wachstum aus ($a = 14,3$) das sich in der zweiten Etappe etwas verlangsamt ($a = 5,7$ bzw. $= 4,3$), mit Beginn des Stadiums II der freien Phase schwach positiv allometrisch wird ($a = 1,9$), um in Stadium II in isometrisches Wachstum zu verfallen. Die merkliche Abnahme der Wachstumsintensität kolligiert mit dem Zeitpunkt der Existenz eines oberständigen Maules.

V 10 und V 11:

Analysiert man die Teilstrecke L 5 durch Zerlegung in zwei gesonderte Messstrecken V 10 und V 11, so zeigt sich beim Gegen-

überstellen der korrespondierenden Wachstumskonstanten, dass jede Teilstrecke ein eigenes, voneinander unabhängiges Wachstum aufweist, das bei V 10 in vier, bei V 11 in drei Wachstumsetappen zerfällt, deren Beginn und Dauer nicht miteinander übereinstimmen.

Die Teilstrecke V 10 wächst zunächst mit sehr hoher, für das Unterkieferwachstum besonders charakteristischer Intensität ($a = 6,3$), vermindert sie aber rasch auf $a = 2,5$ bis zur Phase II, um sie von da an noch mehr zu verringern ($a = 1,5$) und mit Beginn des Stadiums III der freien Phase in isometrisches Wachstum überzugehen.

Teilstrecke V 11 weist anfänglich bis zu Stadium I eine unveränderte Wachstumskonstante $a = 3,5$ auf, die auf ein zunächst langsames, dann schnelleres Wachstum gegenüber V 10 schliessen lässt. In der folgenden Etappe, in der die Wachstumsgeschwindigkeit auf $a = 1,2$ herabsinkt, lässt sich ein ähnlicher Wechsel von verzögertem und intensiverem Wachstum gegenüber V 10 feststellen. Erst mit dem Übergang von V 11 in schwach negative Allometrie ($a = 0,8$) gewinnt das Wachstum der Teilstrecke V 10 die Oberhand. Wie jedoch aus dem Vergleich mit Adulttieren hervorgeht, bleibt dieses Verhältnis kein endgültiges, da auch V 11 — zu einem hier nicht mehr erfassten Zeitpunkt — in isometrisches Wachstum übergeht.

L 6:

Einen der Teilstrecke L 5 ähnlichen, aber nicht ganz so steilen Verlauf nimmt die Wachstumskurve dieser Zone und zeichnet sich durch die ebenfalls sehr hohe, aber nur auf das Stadium 2 der Anheftungsphase sich beschränkende Wachstumskonstante $a = 9,5$ aus. Bereits in Stadium 3 — zur Zeit des Munddurchbruchs und der geöffneten Kiemenspalten — verringert sich die Intensität auf $a = 3,0$, die bis in die Mitte des Stadiums II der freien Phase beibehalten wird, in dessen Verlauf das Wachstum in ein schwach positiv allometrisches ($a = 1,5$) und schliesslich isometrisches überwechselt. Der Beginn der dritten und vierten Wachstumsetappe setzt im Vergleich zu Teilstrecke L 5 ein halbes bzw. ganzes Stadium später ein.

L 8 und L 9:

Zum kontrastreichen Vergleich seien auch hier die beiden Teilstrecken einander gegenübergestellt. Das Wachstum von L 8 erfährt nach einer kurzen, stark negativ allometrischen Phase ($a = 0,01$) eine rapide Zunahme ($a = 3,7$), die noch bis ins Stadium II andauert, dann aber von einer Phase verminderten positiv allometrischen Wachstums ($a = 1,7$) abgelöst wird. Innerhalb des Stadiums III kommt es zu einer weiteren Intensitätsabnahme, die aber noch nicht zur vollständigen Isometrie führt, wie sie für adulte Hechte zutreffend ist.

Im Vergleich zu L 8 wächst Teilstrecke L 9 viel langsamer und erreicht nach Ablauf einer längeren, negativ allometrischen Phase ($a = 0,6$) zu Beginn des Stadiums II ihre höchste Intensität mit einer Wachstumskonstanz von $a = 1,4$. Diese erlischt bald und geht in unverändert isometrisches Wachstum über.

Keiner der kritischen Punkte des relativen Körperwachstums (Eckpunkte der logarithmischen Geraden) der einen Teilstrecke fällt mit dem der anderen zusammen. Jede Körperstrecke weist einen nur für sie selbst charakteristischen Verlauf der Formveränderlichkeit auf.

L 15, 16 und 16':

Die Wachstumsverhältnisse des vorderen und mittleren Rumpfabschnittes zeigen zu denen des Kopfes ein ganz anderes Bild; stark gedämpftes, negativ allometrisches Wachstum ist hier die Regel, zu der das Verhalten der Teilstrecke L 16 mit einer schwach positiven Allometrie von $a = 1,2$ für kurze Zeit eine Ausnahme bildet.

Im allgemeinen erfährt der bis zum After reichende Rumpfabschnitt von Stadium II an einen geringen Wachstumsauftrieb, doch erreicht nur der zwischen Bauchflossen und Anus gelegene Teil (L 16) innerhalb des hier erfassten Zeitpunktes der Entwicklung Isometrie, was jedoch aus der Wachstumskurve L 16' nicht hervorgeht. Bei Unterteilung des Längenmasses L 16' in die kleineren Strecken L 15 und L 16 kommt das unterschiedliche Wachstum der beiden Körperabschnitte deutlicher zum Ausdruck. L 15 wächst in zwei, L 16 in drei Etappen und — mit Ausnahme der mittleren Etappe — intensiver als L 15.

L 17:

Das Wachstum der caudalen — hinter dem Anus gelegenen Rumpfpartie zeichnet sich in der ersten seiner drei Phasen durch schwach positive Allometrie ($a = 1,5$) aus, die aber bald (mit Eintritt des Stadiums 4) in negative Allometrie ($a = 0,6$) umschlägt. Dieses verlangsamte Wachstum charakterisiert auch noch das Stadium I, II, und III der freien postembryonalen Periode. Bei Einbeziehung der gesamten Schwanzflosse in die Teilstrecke (wie es bei Serie II geschehen ist), ist die dritte Wachstumsetappe nicht wie bei Serie I durch Isometrie sondern durch die etwas früher einsetzende, schwach positive Allometrie ($a = 1,2$) ausgezeichnet, die bedingt ist durch das etwas raschere Wachstum der Schwanzflosse.

D 12 und D 18:

Das längere Zeit anhaltende, schwach positiv allometrische Wachstum von D 12 ($a = 1,2$) wird mehr und mehr verlangsamt ($a = 0,9$ in Stadium I und II), bis es mit einer negativ allometrischen Konstante $a = 0,7$ die Wachstumskurve von D 18 schneidet.

Anfänglich bleibt die isometrisch wachsende Rumpfbreite (D 18) hinter dem Wachstum der Kopfbreite zurück, erfährt aber zum gleichen Zeitpunkt, da sich die Wachstumsgeschwindigkeit von D 12 zum 1. Mal verringert, einen starken, bis ins Stadium III nachweisbaren Wachstumsantrieb ($a = 2,1$) und fällt dann wieder in das isometrisch proportionale Wachstum der ersten Etappe zurück. So erreichen die beiden Teilstrecken D 12 und D 18 bei sehr verschiedener Anfangsgrösse durch unterschiedliches Wachstum in Stadium V der freien Phase annähernd eine gemeinsame Endgrösse. Doch bedeutet dies (wie aus dem Vergleich mit Adulttieren hervorgeht) — wenigstens für D 12 keinen definitiven Zustand. Das schwach negativ allometrische Wachstum der Kopfbreite muss zu einem späteren, hier nicht mehr kontrollierten Zeitpunkt eine Intensitätsänderung in der Weise erfahren, dass sie in das proportionale Wachstum der reifen Hechtgestalt überleitet.

Für die Teilstrecke D 18 liegen keine adulten Messwerte vor; doch ist aus dem gleichmässigen Verhalten aller anderen untersuchten Teilstrecken auch hier auf ein isometrisches Wachstum zu schliessen.

L 21, V 22, L 23:

Die Reduktion des Dottersackes manifestiert sich in dem negativen tang α bzw. einer fallenden Geraden. Aus den einander nicht vollends entsprechenden (deshalb getrennt aufgeführten) Kurven der einzelnen Serien ist dennoch ein gemeinsamer, charakteristischer Verlauf herauszulesen. So setzt bei allen drei Serien während der Anheftungsphase eine allmähliche, mit dem Beginn des Stadiums I der freien Phase (bei Serie III etwas früher) rapide Abnahme der Länge und Breite des Dottersackes ein, die im Laufe dieses ersten freien Stadiums ihr Ende findet. Sehr deutlich geht dies aus dem Verlauf der allometrischen Kurven der Serie II hervor, die zu diesem Zeitpunkt plötzlich in eine positiv allometrische Phase hinüberwechselt, deren einzige Ursache in der nun einsetzenden, starken Vergrößerung des Darmtractus zu suchen ist. Dieser auf biometrischem Wege erhaltene Zeitpunkt der vollständigen Dotterresorption fällt mit dem auf histologischem Wege ermittelten zusammen.

In Serie I erfolgt die Abnahme des Dotters zunächst rasch, kommt aber in Stadium 3 und 4 der Anheftungsphase zu einem relativen Stillstand und setzt interessanterweise erst wieder mit dem Stadium I der freien Phase — dann aber sehr stark ein. Diese Retardierung des Dotterabbaues äussert sich in einer Zweigipflichkeit der allometrischen Kurven B und H. Vielleicht ist hier die Dotterabnahme durch die Vergrößerung der inneren Organe (Leber, Darm, Pancreas, Schwimmblase) so kompensiert, dass sie äusserlich nicht mehr zur Geltung kommt.

Im Gegensatz zur Höhe und Breite des Dottersackes steht das Verhalten der Länge. Diese nimmt langsam aber stetig zu, was in einer sehr stark negativen Allometrie zum Ausdruck kommt. Mit Beginn des Stadiums II der freien Phase findet sie ebenfalls ihr Ende bzw. wird abgelöst von einer positiv allometrischen Wachstumsphase (s. Serie II).

L 13 und L 14:

Das Wachstum der Kopfhöhe setzt — nach dem Schlüpfen des Embryo — mit einer Wachstumskonstante von $a = 1,7$ ein, die zu einer schnelleren Vergrößerung der Teilstrecke gegenüber der Körperlänge führt. Aber bereits in Stadium 3 der Anheftungs-

phase beginnt ein negativ allometrisches Wachstum ($a = 0,7$), das bis in das zweite Stadium der freien Phase andauert. In dieser Zeit der Wachstumsverzögerung vollzieht sich die Herausbildung der typischen Hechtschnauze und die damit einhergehende Abflachung des Schädels. Mit der Ausbildung des oberständigen Maules wächst die Kopfhöhe proportional zur Körperlänge, wie es auch für Adulttiere zutrifft.

Verfolgt man nun die Teilstrecke L 14 gesondert, so stösst man auf ein überraschendes Ergebnis: die nur im ersten Stadium der Anheftungsphase nachweisbare positive Allometrie ($a = 1,9$) wird von einer bis zum Stadium II der freien Phase andauernden Periode der Reduktion abgelöst, m. a. W. Teilstrecke L 14 wächst gegenüber der Körperlänge überhaupt nicht; sie verringert sich sogar. Der Abstand der Augenmitte bis zum Schädeldach wird kürzer und die Augen demzufolge dorsalwärts verschoben. Die Reduktion erfolgt nicht kontinuierlich sondern in 3 charakteristischen Etappen, wie wir sie ähnlich auch bei den Teilstrecken L 19 und L 20 zu verzeichnen haben. Sind sie dort jedoch mitbedingt durch die Abnahme des Dotters, so lassen sich hier keine direkten Beziehungen dazu finden. Aus dem Vergleich mit der Teilstrecke L 13 ergibt sich, dass der ventralen, visceralen Kopfpartie allein das schwach negativ allometrische Wachstum $a = 0,7$ zuzuschreiben ist.

Mit Beginn des Stadiums II ist die Reduktion beendet, die Augen haben ihre definitive Lage eingenommen. Es setzt — wie bei Teilstrecke L 13 — isometrisches Wachstum ein, das unverändert bis zum Stadium V fort dauert.

L 19 und L 20:

Da die Teilstrecke L 19 so gewählt ist, dass sie — solange noch ein Dottersack existiert — dessen rostrale Höhe mit umfasst, so ist es nicht erstaunlich, in der ersten Wachstumsetappe der Rumpfhöhe eine Reduktion anzutreffen, die zu Beginn des Stadiums 4 ihren tiefsten Punkt erreicht hat. Es folgt ihr eine kurze, negativ allometrische Phase ($a = 0,8$), der sich in Stadium I noch einmal eine Etappe geringer Reduktion anschliesst ($a = 0,5$). Nach einer in Stadium II beginnenden, positiv allometrischen Wachstumsphase ($a = 1,3$) verringert sich die Wachstumsintensität auf $a = 0,9$ und dauert bis ins Stadium V unverändert fort.

Zur Erfassung der Verlagerung der dorsal angelegten Brustflossen auf die Ventralseite des Rumpfes wurde die Teilstrecke L 20 gewählt, die jedoch die Einstellung der Flossenbasis aus der Horizontalen in die Vertikale unberücksichtigt lässt. Die bis zum Beginn des zweiten freien Stadiums auftretende, in drei Etappen sich vollziehende Reduktion, deren kritische Punkte jeweils mit denen von L 19 und L 21 und V 22 (der Serie I) zusammenfallen, ist zum grössten Teil durch die Abnahme des Dotters bedingt; doch kann hier bereits von einer echten, wenn auch nicht definitiven ventralen Verlagerung der Pectoralen gesprochen werden. Durch eine schwach negativ allometrische Phase (während des zweiten freien Stadiums), deren Ursache wohl zunächst in der starken Vergrösserung der inneren Organe zu suchen ist, erfährt L 20 eine leichte Verlängerung, die Brustflosse dadurch eine scheinbare Verlagerung dorsalwärts. Mit Beginn des Stadiums III der freien Phase (zu einer Zeit, da die „Kniebildung“ des Mitteldarmes beendet ist und die Gesamtrumpfhöhe in nahezu isometrisches Wachstum übergeht), setzt die zweite Etappe der Reduktion ein, die schliesslich zu einer vollständigen und definitiven Verlagerung der Pectoralen auf die Ventralseite des Rumpfes führt. Die Bewegung scheint mit dem Stadium V nahezu abgeschlossen zu sein.

Messungen an Adulthechten, die einen Vergleich ermöglichen würden, liegen für diese beiden Teilstrecken nicht vor.

L 24:

Die hier vorliegenden Ergebnisse bestätigen annähernd die von SPRENGER (1945) am Hecht ausgeführten Untersuchungen über das relative Wachstum der Brustflossen, das zuerst stark positiv allometrisch wächst ($a = 3,3$), dann — beim Übergang des ersten freien Stadiums in das zweite — in schwach negativ allometrisches Wachstum überwechselt ($a = 0,7$).

(Dies wurde allerdings nur für eine Serie, an einer verhältnismässig geringen Anzahl untersucht und über eine zu kurze Zeitdauer verfolgt. Der Wert besitzt deshalb nicht volle Gültigkeit.)

SPRENGER, der für die erste, bis zum Ende der Ruheperiode dauernde Wachstumsetappe denselben Wert fand, gibt für die weitere Entwicklung isometrisches Wachstum an, wie es auch für die Adulttiere zutrifft (s. SPRENGER und eigene Resultate).

L 27:

Der durch die relativ späte Anlage verursachte Rückstand des Längenwachstums der Bauchflosse wird durch ein anfänglich sehr stark positiv allometrisches Wachstum von $a = 7,1$ (bei SPRENGER $a = 12$?) wieder ausgeglichen, das aber nur bis zum Beginn des zweiten freien Stadiums andauert und dann in ein stark vermindertes Tempo von $a = 1,9$ (bei SPRENGER $a = 2\frac{3}{4}$) verfällt.

Ein Vergleich mit Adultwerten zeigt, dass das Wachstum (zu einem bis jetzt nicht festgelegten Zeitpunkt) in Isometrie übergeht (s. auch SPRENGER).

L 25 und L 26:

Rücken- und Afterflosse zeigen in ihrem Wachstum ein genau gleiches Verhalten. In dem leicht positiven, dann schwach allometrischen Wachstum der ersten Hälfte der postembryonalen Anheftungsphase mit der daran anschliessenden Periode der Reduktion kommt nicht die Formveränderung der Rücken- und Analflosse sondern die des Flossensaumes zum Ausdruck, der — sich zunächst etwas verbreiternd — schliesslich einem in dieser Region zuerst sichtbaren Abbau unterliegt. Erst mit dem Beginn der zweiten freien Phase ist sein Einfluss auf den Wert der Wachstumskonstanten ausgeschaltet. Man kann von diesem Zeitpunkt an ein positiv allometrisches Wachstum ($a = 2,7$) der beiden unpaaren Flossen konstatieren, womit jedoch ein definitiver Zustand noch nicht erreicht ist, wie vergleichsweise aus dem isometrischen Wachstum der Adulttiere hervorgeht.

L 28 und L 29:

Das Längenwachstum der Schwanzflosse — erfasst durch das Längenwachstum der Hypuralia — zeigt bis zum Stadium III der freien Phase eine der Rücken- und Analflosse entsprechende positive Allometrie, verlangsamt dann etwas seine Intensität ($a = 1,6$), ohne jedoch (bis zum Stadium V) eine dem Adultzustand entsprechende Isometrie zu erreichen. Ähnlich wie die Rücken- und Analflosse — mit einer zuerst schwach positiven, dann negativ allometrischen Phase — verhält sich die Breite der Schwanzflosse während der postembryonalen Anheftungsphase, in der die Anlage der Hypuralia noch so dürftig ist, dass sie keinen

formverändernden Einfluss ausübt. Insofern wird durch die Wachstumskurve dieses Stadiums ebenfalls nur das Verhalten des Flossensaumes dieser Region zum Ausdruck gebracht. Das weitere Breitenwachstum der Schwanzflosse wurde nicht mehr untersucht.

Diskussion der Ergebnisse.

(vgl. hierzu Abb. 62 und 63, p. 451-452).

Aus dem fortwährenden Fluss der Formveränderungen und des Wachstumsgeschehens während der Postembryonalperiode lassen sich drei charakteristische Formzustände herauskristallisieren, die mit dem Stadium 3 der Anheftungsphase und den Stadien I resp. II der freien Phase jeweils zusammenfallen und allmählich zu der annähernd reifen Form des Stadiums IV und V überleiten. Die Stadien 1, 2, 4 bzw. III weisen als verbindende Übergänge Züge des ihnen vorausgegangenen bzw. nachfolgenden Formzustandes auf. Wachstumsprofile, die durch Auftragung von Wachstumskonstanten (a) successiver Teilstrecken der Dorsal- und Ventralseite gegenüber der Körperlänge erhalten werden, illustrieren eingehend die betreffenden charakteristischen Momente dieses postembryonalen Formgeschehens.

So liegen dem Wachstumsprofil des Stadiums 3 die Teilstrecken:

L 8, L 9, L 7, L 16', L 17 für die Dorsalseite
V 10, V 11, L 16', L 17 " " Ventralseite

den Stadien I, II, IV die Teilstrecken:

L 8, L 9, L 7, L 15, L 16, L 17 für die Dorsalseite
V 10, V 11, L 15, L 16, L 17 " " Ventralseite

zugrunde.

Aus dem Kurvenverlauf der allometrischen Konstanten (a) ist ersichtlich, dass die intensivsten Wachstumsvorgänge während der Anheftungsphase und im ersten Stadium der freien Phase stattfinden und sich in den nachfolgenden Stadien II und IV ein annähernd ausbalanciertes System vorfindet.

Das stärkste Wachstum besitzt anfänglich die Kopfpattie, deren rostralste Zone am intensivsten sich entwickelt. Das Wachstum

des Rumpfes bleibt gegenüber dem des Kopfes weit zurück, doch ist (mit Ausnahme des Stadiums II) ein gleichmässig cranio-caudal abnehmender Wachstumsgradient nicht zu verzeichnen. Die Intensitätsmaxima wechseln stets und sind in der nächsten Wachstumsetappe nicht mehr für dieselbe Teilstrecke zu konstatieren.

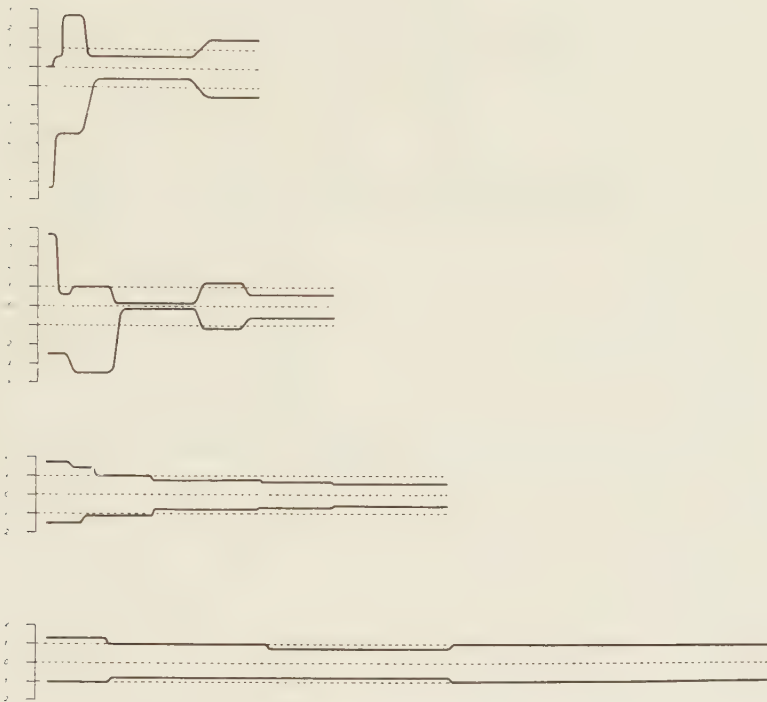


ABB. 62.

Wachstumsprofile für die Stadien 3, I, II, IV.

Bei vorgerückter Entwicklung (Stadium II) — zur Zeit der vollständigen Dotterresorption — geht das Wachstum des Kopfes mehr und mehr zurück und bewirkt eine leichte Intensitätsverlagerung auf die caudale Körperzone, die nun im Zeichen der Ausdifferenzierung der unpaaren Flossen, insbesondere der Schwanzflosse steht.

Obwohl mit Stadium IV noch keine vollständige, für alle Teilstrecken zutreffende Isometrie erreicht ist, kann der Organismus

doch schon als ein dem Adultzustand annähernd entsprechendes System definiert werden, dessen Proportionen — mit Ausnahme der Teilstrecke L 20 — in Stadium V und wahrscheinlich noch für längere Zeit unverändert beibehalten werden.

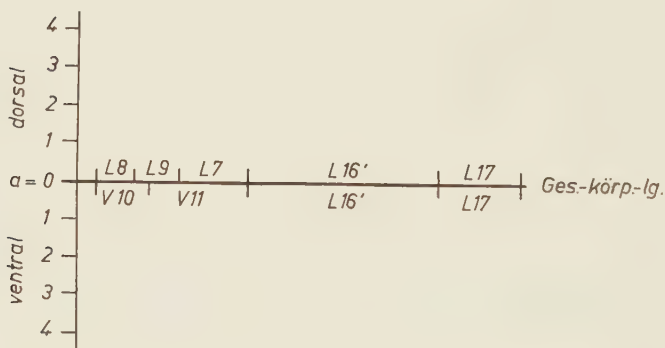


ABB. 63.

Schema zu den Wachstumsprofilen der Abb. 62.

ABB. 30-43. — Wachstumskurven der Serien I, II, III für verschiedene Teilstrecken (s. Seite 362 und 364).

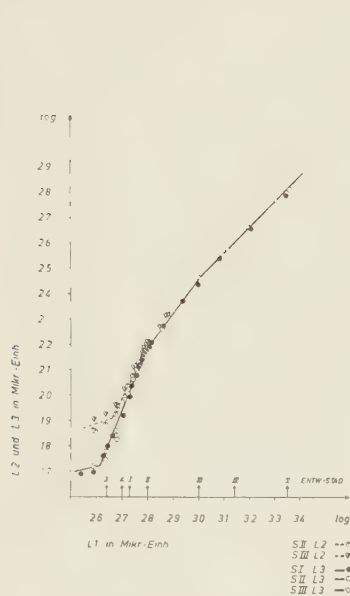


Abb. 30: L 2 und L 3.



Abb. 31: V 10 und V 11.

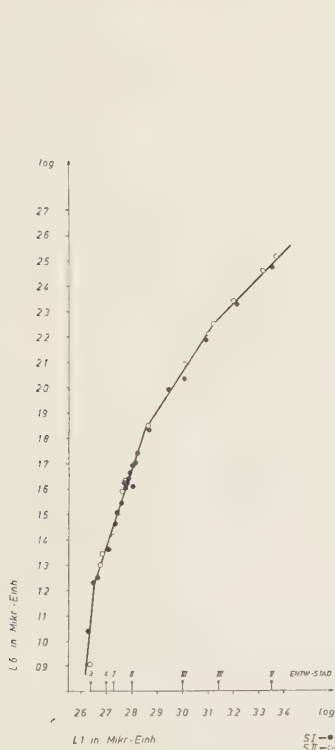


Abb. 32: L 6.

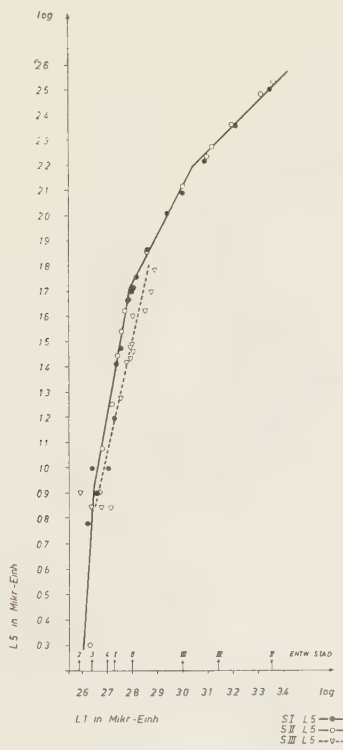


Abb. 33: L 5.

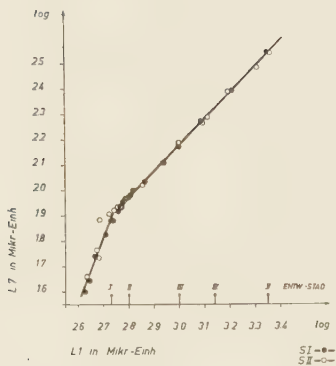


Abb. 34: L 7.

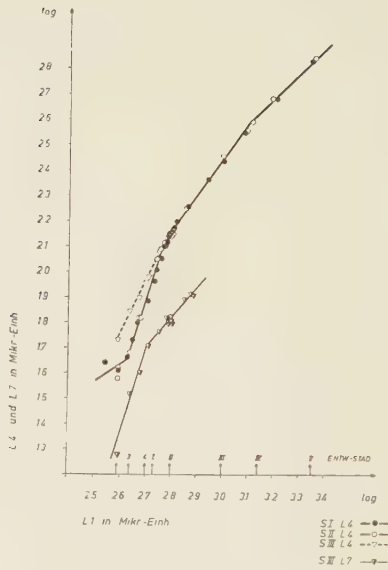


Abb. 35: L 4 und L 7.

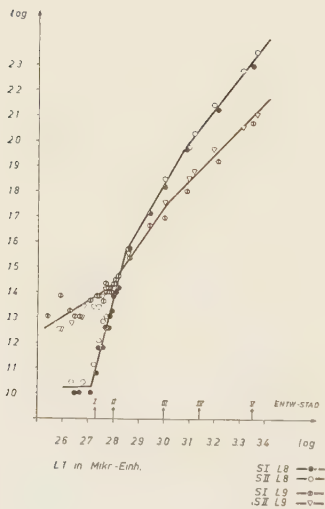


Abb. 36: L 8 und L 9.

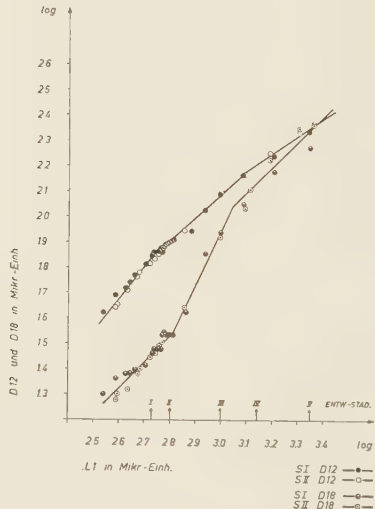


Abb. 37: D 12 und D 18.

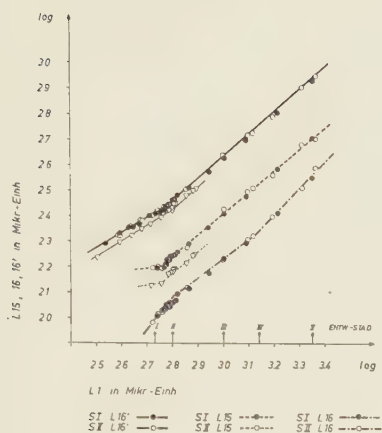


Abb. 38: L 15, L 16, L 16'.

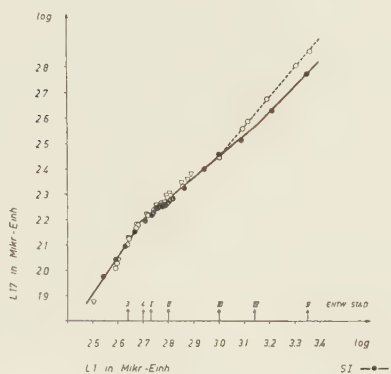


Abb. 39: L 17.

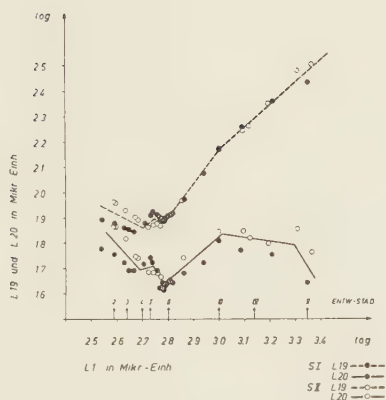


Abb. 40: L 19 und L 20.

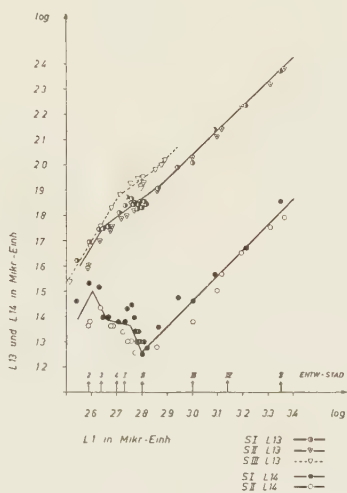


Abb. 41: L 13 und L 14.

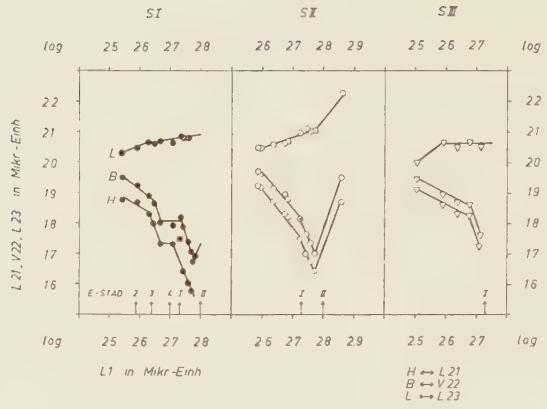


Abb. 42: L 21, V 22 und L 23.

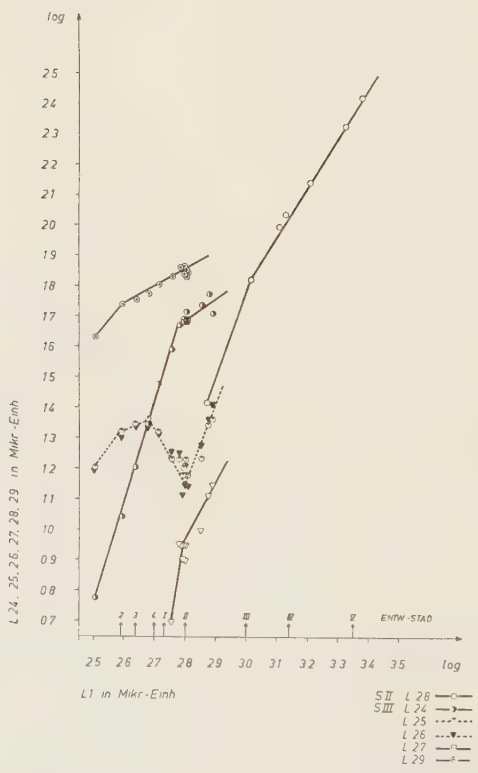


Abb. 43: L 24, L 25, L 26, L 27, L 28 und L 29.

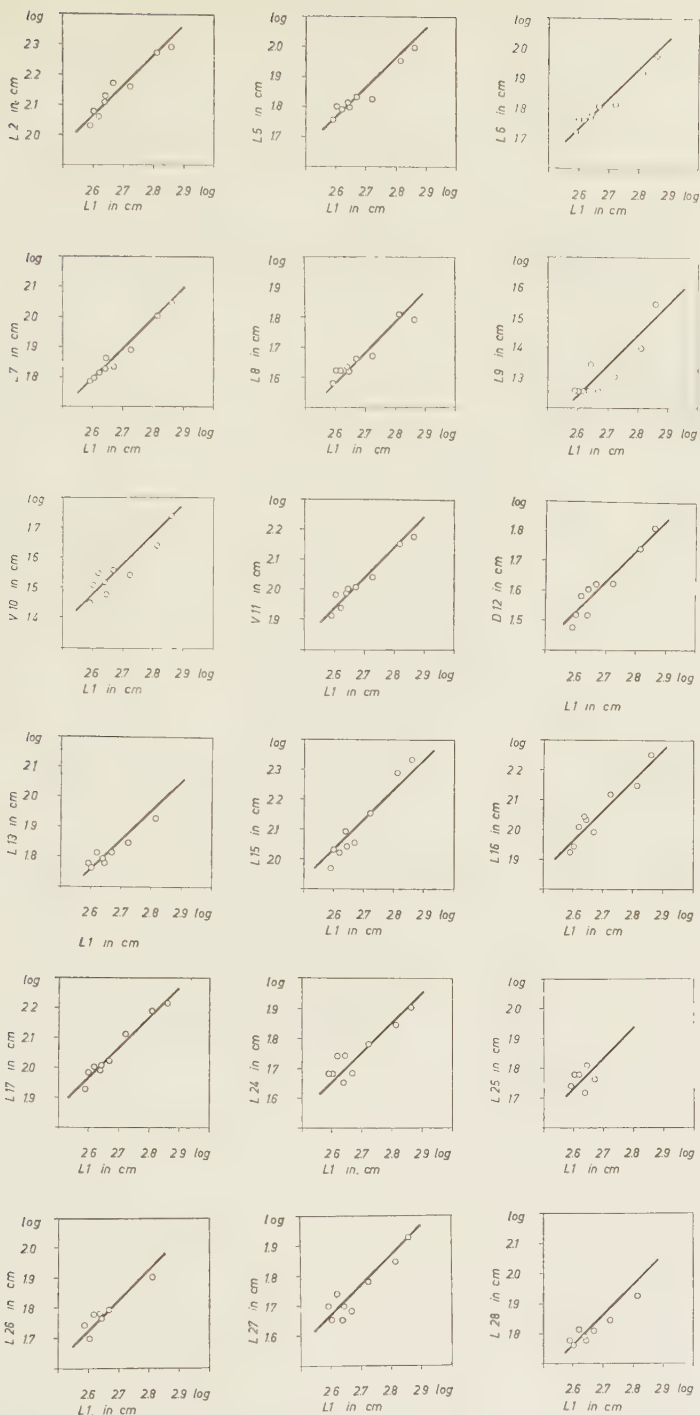


ABB. 44-61. — Wachstumskurven der Serie VIII für verschiedene Teilstrecken (s. Seite 362-364).

Abb. 44: L 2. — Abb. 45: L 5. — Abb. 46: L 6. — Abb. 47: L 7. — Abb. 48: L 8. — Abb. 49: L 9. — Abb. 50: V 10. — Abb. 51: V 11. — Abb. 52: D 12. — Abb. 53: L 13. — Abb. 54: L 15. — Abb. 55: L 16. — Abb. 56: L 17. — Abb. 57: L 24. — Abb. 58: L 25. — Abb. 59: L 26. — Abb. 60: L 27. — Abb. 61: L 28.

TABELLE 4a.

Arithmetisches Mittel $\bar{x}$, Streuung $\sigma_{\bar{x}}$ und Variationskoeffizient V
für die Teilstrecken 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10.

Serie	Alter in Tagen	Anzahl unters. Tiere	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V
I	9	10	1	349	4,6	0,04	3	49	1,0	0,04
	14			510	2,5	0,05		85	1,1	0,04
	20			604	3,8	0,02		139	1,8	0,04
	27			658	14,6	0,07		163	4,3	0,08
	47			1002	55,9	0,18		274	15,5	0,17
	68			1626	140,0	0,25		453	39,9	0,27
	9	10	4	44	0,9	0,06	5	—	—	—
	14			77	1,0	0,04		10	1,5	0,47
	20			134	1,6	0,03		44	0,9	0,06
	27			157	4,6	0,09		57	2,0	0,11
	47			270	17,1	0,20		122	9,0	0,23
	68			475	46,5	0,30		227	24,8	0,33
	9	10	6	—	—	—	8	—	—	—
	14			23	0,3	0,04		—	—	—
	20			42	1,1	0,08		18	0,5	0,09
	27			55	1,9	0,10		27	1,3	0,15
	47			114	8,4	0,23		65	5,8	0,28
	68			212	23,0	0,34		132	17,2	0,41
	9	10	9	20	0,4	0,07	10	—	—	—
	14			23	0,3	0,04		23	0,6	0,08
	20			26	0,4	0,05		37	1,0	0,08
	27			29	1,0	0,11		40	1,5	0,11
	47			49	3,3	0,21		79	5,3	0,21
	68			83	7,0	0,26		133	12,4	0,29

TABELLE 4b.

Arithmetisches Mittel $\bar{x}$, Streuung σ_x und Variationskoeffizient V
für die Teilstrecken 11, 12, 13, 14, 16', 17, 18, 19.

Serie	Alter in Tagen	Anzahl unters. Tiere	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	σ_x	V	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	σ_x	V
I	9	10	11	—	—	—	12	—	—	—
	14			51	1,1	0,06		—	—	—
	15			—	—	—		70	0,5	—
	20			102	1,3	0,03		76	0,6	0,02
	27			124	3,2	0,08		81	1,6	0,06
	47			198	11,9	0,18		123	6,2	0,15
	68			318	27,2	0,27		174	10,8	0,19
	9	10	13	42	0,7	0,05	14	29	1,0	0,11
	14			65	0,7	0,03		24	0,9	0,12
	20			67	0,8	0,03		20	0,7	0,11
	27			70	1,4	0,06		19	0,4	0,07
	47			103	3,2	0,09		29	1,5	0,15
	68			173	13,9	0,25		47	3,7	0,24
	9	10	16'	197	2,0	0,03	17	94	2,1	0,07
	14			253	1,0	0,01		156	1,6	0,03
	20			280	1,2	0,01		181	2,1	0,03
	27			303	6,3	0,06		190	4,2	0,07
	47			431	22,3	0,16		285	13,4	0,14
	68			649	51,0	0,24		425	37,1	0,27
	9	10	18	—	—	—	19	78	1,3	0,05
	14			26	0,6	0,07		76	0,4	0,01
	20			35	0,4	0,04		79	1,0	0,04
	27			34	1,5	0,13		83	2,8	0,10
	47			87	7,5	0,27		148	9,2	0,19
	68			150	16,1	0,34		232	21,1	0,28

TABELLE 4c.

Arithmetisches Mittel $\bar{x}$, Streuung $\sigma_{\bar{x}}$ und Variationskoeffizient V
für die Teilstrecken 20, 21, 22, 23.

Serie	Alter in Tagen	Anzahl unters. Tiere	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V
I	9	10	20	60	2,1	0,11	21	75	0,9	0,03
	14			52	0,7	0,04		54	1,4	0,08
	18			—	—	—		38	0,8	0,06
	20			44	1,0	0,07		—	—	—
	27			44	1,3	0,09		—	—	—
	68			57	2,2	0,12		—	—	—
	9	10	22	89	2,2	0,07	23	107	1,6	0,04
	14			62	0,9	0,04		116	0,8	0,02
	17			—	—	—		120	0,4	0,01
	18			51	0,4	0,02		—	—	—
	20			49	1,1	0,07		—	—	—

TABELLE 4d.

Arithmetisches Mittel $\bar{x}$, Streuung $\sigma_{\bar{x}}$ und Variationskoeffizient V
für die Teilstrecken 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10.

Serie	Alter in Tagen	Anzahl unters. Tiere	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V
II	15	16	1	388	2,5	0,03	3	53	0,6	0,04
	20	60		473	1,4	0,02		69	0,3	0,04
	30	60		590	1,8	0,02		134	0,5	0,03
	48	55		1245	10,1	0,06		363	4,1	0,08
	66	20		1557	10,1	0,03		464	9,5	0,09
	15	16	4	38	1,1	0,11	5	—	—	—
	20	60		66	0,3	0,04		8	0,3	0,3
	30	60		129	0,5	0,03		42	0,5	0,1
	48	55		357	4,3	0,09		173	2,1	0,09
	66	20		476	9,7	0,09		231	5,2	0,1
	20	60	6	20	0,2	0,07	8	8	0,2	0,17
	30	60		43	0,5	0,08		20	0,1	0,05
	48	55		164	2,0	0,09		93	1,1	0,09
	66	20		221	5,5	0,1		137	3,6	0,11
	15	16	9	18	0,3	0,06	10	—	—	—
	20	60		20	0,2	0,07		20	—	0,05
	30	60		26	0,3	0,08		34	—	0,06
	48	55		71	0,9	0,09		99	—	0,06
	66	20		93	1,7	0,08		134	—	0,10

TABELLE 4e.

Arithmetisches Mittel $\bar{x}$, Streuung $\sigma_{\bar{x}}$ und Variationskoeffizient V
für die Teilstrecken 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18.

Serie	Alter in Tagen	Anzahl unters. Tiere	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V
II	15	16	11	—	—	—	12	44	0,4	0,04
	20	60		40	—	0,05		58	0,2	0,03
	30	60		97	—	0,05		72	0,2	0,02
	48	55		270	—	0,07		146	1,2	0,06
	66	20		329	—	0,10		178	3,0	0,07
	15	16	13	39	—	0,04	14	23	—	0,10
	20	60		55	—	0,04		23	—	0,07
	30	60		66	—	0,03		18	—	0,08
	48	55		131	—	0,06		32	—	0,10
	66	20		170	—	0,08		45	—	0,10
	30	60	15	162	0,8	0,04	16	109	0,5	0,04
	48	55		315	3,2	0,08		204	1,7	0,06
	66	20		367	6,5	0,08		251	5,6	0,10
	15	16	17	103	0,9	0,03	18	19	0,3	0,05
	20	60		147	0,5	0,03		24	0,1	0,04
	30	60		183	0,8	0,03		32	0,3	0,06
	48	55		363	5,4	0,11		108	1,3	0,09
	66	20		476	10,0	0,09		167	4,0	0,10

TABELLE 4f.

Arithmetisches Mittel $\bar{x}$, Streuung $\sigma_{\bar{x}}$ und Variationskoeffizient V
für die Teilstrecken 19, 20, 21, 22, 23.

Serie	Alter in Tagen	Anzahl unters. Tiere	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V	Teil- strecke	$\bar{x}$ in M.-einh.	$\sigma_{\bar{x}}$	V
II	15	16	19	92	0,7	0,03	20	73	0,8	0,04
	20	60		80	0,3	0,03		56	0,3	0,05
	30	60		74	0,4	0,04		46	0,3	0,06
	48	55		174	1,5	0,06		70	0,7	0,07
	66	20		224	5,0	0,10		63	1,4	0,10
	15	16	21	83	0,8	0,04	22	92	0,8	0,03
	20	60		67	0,5	0,06		78	0,6	0,06
	30	60		44	0,4	0,07		50	0,5	0,08
	15	16	23	110	1,0	0,04				
	20	60		115	0,7	0,05				
	30	60		126	0,8	0,05				

TABELLE 5a.

Wachstumskonstante a ($\tan \alpha$) für die verschiedenen Phasen
der postembryonalen Entwicklung.

Teil- strecke	Serie	Anheftungsphase				Freie Phase				
		1	2	3	4	I	II	III	IV	V
2	I	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	—	0,3	0,3	2,0	2,0	1,3	—	—	—
	III	—	0,3	0,3	2,0	2,0	1,3	—	—	—
3	I	—	0,2	2,5	2,5	2,5	1,3	1,0	1,0	1,0
	II	—	0,2	2,5	2,5	2,5	1,3	1,0	1,0	1,0
	III	—	0,2	2,5	2,5	2,5	1,3	1,0	1,0	1,0
4	I	0,6	0,6	3,3	3,3	3,3	1,4	1,4	1,0	1,0
	II	0,6	0,6	3,3	3,3	3,3	1,4	1,4	1,0	1,0
	III	—	2,0	2,0	2,0	2,0	1,4	—	—	—
5	I	—	14,3	5,7	5,7	5,7	1,9	1,0	1,0	1,0
	II	—	14,3	5,7	5,7	5,7	1,9	1,0	1,0	1,0
	III	—	—	4,3	4,3	4,3	—	—	—	—
6	I	—	9,5	3,0	3,0	3,0	3,0	1,5	1,0	1,0
	II	—	9,5	3,0	3,0	3,0	3,0	1,5	1,0	1,0
7	I	—	—	2,5	2,5	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
	II	—	—	2,5	2,5	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
	III	—	3,3	3,3	1,15	1,15	1,15	1,15	—	—
8	I	—	0,01	0,01	0,01	3,7	3,7	1,7	1,3	1,3
	II	—	0,01	0,01	0,01	3,7	3,7	1,7	1,3	1,3
9	I	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	1,4	1,0	1,0	1,0
	II	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	1,4	1,0	1,0	1,0
10	I	—	—	6,3	2,5	2,5	1,5	1,0	1,0	1,0
	II	—	—	6,3	2,5	2,5	1,5	1,0	1,0	1,0
11	I	—	—	3,5	3,5	3,5	1,2	1,2	0,8	0,8
	II	—	—	3,5	3,5	3,5	1,2	1,2	0,8	0,8
12	I	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	0,9	0,9	0,7	0,7
	II	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	0,9	0,9	0,7	0,7
13	I	1,7	1,7	0,7	0,7	0,7	0,7	1,0	1,0	1,0
	II	1,7	1,7	0,7	0,7	0,7	0,7	1,0	1,0	1,0
	III	1,6	1,6	1,6	1,6	0,7	0,7	—	—	—

TABELLE 5b.

Wachstumskonstante a (tang α) für die verschiedenen Phasen der postembryonalen Entwicklung.

Teil- strecke	Serie	Anheftungsphase				Freie Phase				
		1	2	3	4	I	II	III	IV	V
14	I	1,9	-2,0	-0,2	-0,2	-2,4	1,0	1,0	1,0	1,0
	II	1,9	-2,0	-0,2	-0,2	-2,4	1,0	1,0	1,0	1,0
15	I	—	—	—	0,1	0,1	0,8	0,8	0,8	0,8
	II	—	—	—	0,1	0,1	0,8	0,8	0,8	0,8
	III	—	—	—	0,1	0,1	0,8	—	—	—
16	I	—	—	—	1,2	1,2	0,7	0,7	1,0	1,0
	II	—	—	—	1,2	1,2	0,7	0,7	1,0	1,0
16'	I	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,9	0,9	0,9	0,9
	II	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,9	0,9	0,9	0,9
	III	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,9	0,9	0,9	0,9
17	I	1,5	1,5	1,5	0,6	0,6	0,6	0,6	1,0	1,0
	II	1,5	1,5	1,5	0,6	0,6	0,6	1,2	1,2	1,2
	III	1,5	1,5	1,5	0,6	0,6	0,6	—	—	—
18	I	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	2,1	2,1	1,0	1,0
	II	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	2,1	1,0 1,0 1,0	1,0	1,0
19	I	-0,5	-0,5	-0,5	0,8	-0,5	1,3	0,9	0,9	0,9
	II	-0,5	-0,5	-0,5	0,8	-0,5	1,3	0,9	0,9	0,9
20	I	-1,2	-1,2	-1,2	0,2	-1,8	0,8	-0,14	-0,14 -1,6	-1,6
	II	-1,2	-1,2	-1,2	0,2	-1,8	0,8	-0,14	-0,14 -1,6	-1,6
21	I	-0,6	-2,7	-0,01	-2,4	-2,4	2,7			
	II	-1,2	-1,2	1,2	-1,2	-2,1				
	III	-0,5	0,5	-0,5	3,1					
22	I	-0,8	3,7	-0,01	-0,01	-3,7	2,1			
	II	-1,2	-1,2	1,2	-1,2	-2,4	2,7			
	III	-0,5	-0,5	-0,5	-3,1					
23	I	0,4	0,4	0,15	0,15	0,15	1,3			
	II	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3				
	III	0,8	0,1	0,1	0,1					

TABELLE 5c.

Wachstumskonstante a ($\tan \alpha$) für die verschiedenen Phasen der postembryonalen Entwicklung.

Teil strecke	Serie	Anheftungsphase				Freie Phase				
		1	2	3	4	I	II	III	IV	V
24	III	3,3	3,3	3,3	3,3	3,3	0,7	—	—	—
25	III	1,4	0,4	0,4 -1,7	-1,7	-1,7	2,7	—	—	—
26	III	1,4	0,4	0,4 -1,7	-1,7	-1,7	2,7	—	—	—
27	III	—	—	—	7,1	7,1	1,9	—	—	—
28	II	—	—	—	—	—	2,7	1,6	1,6	1,6
29	III	1,2	0,6	0,6	0,6	—	—	—	—	—

IV. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wurde der Versuch unternommen, anhand morphologischer und anatomisch-histologischer Kriterien die Ontogenese von *Esox lucius* zu erfassen.

Dabei wurde eine Einteilung getroffen in die Stadien:

A—K der Embryonalphase	} der Postembryonalperiode
1—4 der Anheftungsphase	
I—V der freien Phase	

2. Im Speziellen gelangte die Morpho- und Histogenese des Darmtractus zur Untersuchung. Es zeigte sich, dass die Bildung des Darmrohres in die Embryonalperiode, die seines Reliefs in die Anheftungsphase und die Ausdifferenzierung der übrigen Darmwand in die freie Phase der Postembryonalperiode fällt.

3. Die Ausbildung einer Darmlichtung erfolgt zuerst im soliden, aus einschichtig-kubischem Epithel bestehenden Rumpfdarm in der Region des hepato-pancreatischen Ringes durch Zusammenfließen isolierter kleiner, spaltförmiger Lumina. Die etwas später

eintretende und unabhängig vom Rumpfdarm sich vollziehende Lumenbildung des Kiemendarmes kommt nach einem anderen Prinzip zustande und beginnt mit einer intensiven Zellvermehrung. Durch das Abstossen überschüssiger Zellen nach innen und infolge epithelialer Anordnung derselben kommt es zwangsläufig zu einer Aufspaltung, die in einem von innen nach aussen fortschreitenden Prozess schliesslich den ganzen branchialen Vorderdarm mit Ausnahme der Mund- und Kiemenöffnungen und des soliden Oesophagus erfasst. Das Durchbrechen der noch bestehenden Darmverschlüsse erfolgt in cranio-caudaler Richtung, indem sich zuerst der Mund und die Kiemenspalten, dann der Oesophagus und zuletzt der After öffnet.

4. Die Ontogenese des Reliefs setzt stets mit der Anlage von Längsfalten ein, denen erst später Querfalten folgen. In ihrer frühesten Differenzierung stellen sie — mit Ausnahme der oesophagealen Längsfalten — rein epitheliale, durch Zellvermehrung entstandene Bildungen dar (= Stadium der Vorphase im Sinne GÜNTERTS), die erst durch das Einwachsen des subepithelialen Bindegewebes in die Epithelkuppen zu echten Falten werden. Die Längsfalten des Oesophagus entstehen durch direkte Ausbuchtung der überall gleichmässig gestalteten Mucosa unter Mitwirkung des subepithelialen Bindegewebes.

Die Faltenentstehung setzt im Mitteldarm ein hinter der Mündungsstelle des Ductus choledochus und schreitet caudalwärts fort. Die Intensitätsänderung des Auffaltungsprozesses erfolgt dabei nicht in gleichförmig-kontinuierlicher Abnahme von vorne nach hinten, sondern in einem wellenförmigen Wechsel stärkerer und schwächerer Amplituden und ergibt so in cranio-caudaler Richtung ein Intensitätsmuster von:

	<i>schwach</i>	<i>stark</i>	<i>schwach</i>	<i>stark</i>	<i>schwach</i>	<i>stark</i>
für:	rostraler	in der	kurz vor	Ring-	unmittel-	End-
	Rumpf-	Milzre-	der Ring-	falte	bar hin-	darm
	darm hinter	gion	falte		ter der	bis
	der Leber				Ringfalte	After

Die Faltenbildung des Oesophagus erfolgt später als im Rumpfdarm und zu einer Zeit, da nur noch im caudalsten Bereich kurz vor dem Ductus pneumaticus ein epithelialer Verschluss besteht. Mit der Faltenentstehung des Magens, die sich zu gleicher Zeit in dessen mittlerem Abschnitt geltend macht, steht sie nicht in

Beziehung. Die Ontogenese des Reliefs stellt also keinen einheitlichen, in cranio-caudaler Richtung fortschreitenden Prozess dar, sondern nimmt aus drei voneinander getrennten Zonen ihren Ursprung. Dabei steht die zuerst im Mitteldarm einsetzende, histologische Differenzierung der Mucosa in völligem Gegensatz zu der Beobachtung, dass der Magen in seiner Entwicklung allen anderen Darmteilen vorausseilt, wie dies für *Salmo irideus*, *Trutta fario*, *Lophius* und für höhere Wirbeltiere bestätigt worden ist.

5. Die Fundusdrüsen erscheinen zunächst als knospenförmige Anlagen am Grunde der Falten, in die sich — bei allmählichem Auswachsen derselben in die Tiefe — das Lumen des Magens fortsetzt. Die Entwicklung erfolgt ähnlich, wie sie EGOUNOFF (1907) für *Trutta fario* und GÜNTERT (1938) für *Salmo irideus* beschrieben haben. Erst sehr spät gelangen Pylorusdrüsen zur Ausbildung.

6. Im Lauf der Ontogenese lässt sich ein Stadium nachweisen, in welchem die quergestreifte Muskulatur des Oesophagus weit über die rostrale Zone der Magendrüsen hinausreicht. Doch wird dieser Zustand durch das Auswachsen der caudalen Magenpartie bald verwischt und so das den Adulten entsprechende Verhältnis hergestellt, bei dem die Übergangszone von quergestreifter zu glatter Muskulatur rostral vor der Zone der Fundusdrüsen liegt.

7. Im Stadium H der Embryonalphase setzt die an den verlagerten Mündungsstellen der Anhangsdrüsen ablesbare Torsion des Darmes von links nach rechts — also in entgegengesetztem Sinne der Drehung des Uhrzeigers ein, die bis ins Stadium der post-embryonalen Anheftungsphase andauert. Da sich — mit Ausnahme der Reptilien — in der ganzen Wirbeltierreihe von den Selachiern an aufwärts konstant eine mehr oder weniger ausgeprägte Achsendrehung von rechts nach links feststellen lässt (ANDERS 1925), würde dies bei *Esox lucius* ein vom allgemeinen Prinzip abweichender Befund bedeuten. Die charakteristische Torsion um 90° wird im Stadium 3 der Anheftungsphase durch eine Retorsion vollständig aufgehoben.

8. Eine nur kurze Zeit persistierende, in ihrem proximalen Abschnitt kompakte, in ihrem distalen Teil eine geringe Höhlung aufweisende Kloake verbindet die beiden ebenfalls kompakten Enden der primären Harnleiter mit dem gleichfalls soliden, blinden

Ende des Rumpfdarmes. Aus der Vereinigung des Lumens der Kloakenhöhle mit dem der Urnierengänge resultiert die primitive Harnblase, von der sich rostro-ventral das blinde Endstück des Darmes abschnürt, relativ spät die Körperoberfläche erreicht und zum sekundären, definitiven After durchbricht.

Für eine kurze Zeit lässt sich ein Schwanzdarm nachweisen, dessen früh einsetzende Reduktion in cranio-caudaler Richtung sich vollzieht.

9. Es wird der embryologisch-histologische Nachweis einer aus dem Darmepithel entstehenden, kompakten, ventralen Leberanlage erbracht, für die LEREBoullet (1862) rein äusserlich eine solche konstatierte.

10. Die Gallenblase wird angelegt als eine Ausstülpung der caudalen Wand des primären Leberganges — unweit seiner Mündungsstelle in den Darm. Der dadurch von einem eigentlichen Ductus hepaticus abgetrennte Ductus choledochus erfährt im Laufe der Verlagerung der Gallenblase rostralwärts eine an der Lage der Mündungsstelle des Ductus cysticus ablesbare Achsendrehung um 180° .

11. Die Mündungsstelle des Ductus choledochus fällt auch ontogenetisch nie vollständig mit der Pylorusgrenze zusammen, sondern liegt stets etwas caudal von ihr im Gewebe des Mitteldarmes — in den frühesten Stadien unweit des Pylorus. Erst mit einsetzender „Kniefbildung“ des Mitteldarmes vergrössert sich der Abstand Pylorus — Ductus choledochus beträchtlich, wodurch der Adultzustand herbeigeführt wird. Die Vorderdarmgrenze wird also auch ontogenetisch nur annähernd durch die Mündungsstelle des Ductus choledochus definiert.

12. Das unpaare Pancreas dorsalis entsteht etwas später als die Leberanlage, als kompakte Wucherung des dorsalen Darmepithels und wird infolge der Torsion des Darmes nach rechts verlagert. Ihrem Ursprungsort direkt gegenüber treten in Stadium J unmittelbar hinter dem caudalen Ende der Leberanlage die Knospen des paarigen, ventralen Pancreasanteils in Erscheinung. Da sich zu dieser Zeit die Leber noch auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium befindet und ein eigentlicher Ausführgang vom Darm noch nicht abgeschnürt ist, nehmen die Knospen des ventralen Pancreas

ihren Ursprung nicht wie bei der Forelle aus dem primären Lebergang (GÖPPERT 1893), sondern direkt aus dem Darmepithel. Das dorsale, unpaare Pancreas verwächst schliesslich mit dem rechten Anteil des Pancreas ventralis und gibt seine Verbindung zum Darm auf, sodass letztendlich nur noch eine, allen drei Pancreasanteilen gemeinsame Mündungsstelle persistiert.

13. Die früheste, kompakte Anlage der Schwimmblase als Epithelwucherung der dorsalen, durch Torsion nach rechts verlagerten Darmseite erscheint zum gleichen Zeitpunkt wie die Anlagen des Pancreas ventralis.

14. Auch für *Esox lucius* konnte eine aus dem Epithel des Mundbodens hervorsprossende, keulenförmige Anlage der Thyroidea histologisch nachgewiesen werden.

15. Bei der caudal von der Rachenhaut gelegenen Anlage der Adenohypophyse bleibt die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Keimblatt unentschieden, da sich zu einem sehr frühen Zeitpunkt ekto- und entodermales Material wahrscheinlich vermischen, was sich jedoch bei der Gleichförmigkeit des Zellmaterials histologisch nicht verfolgen lässt.

16. Die von MAURER (1886) an der Forelle entdeckte, aus knospenförmigen Anlagen mehrerer Visceralspalten entstehende Thymus, konnte auch für den Hecht nachgewiesen werden. Die Zellwucherungen treten an der caudal gerichteten Wand der 3., 4., 5. und 6. noch geschlossenen Visceraltasche auf und verwachsen früh zueiner einheitlichen, lateral von den dorsalen Kiemenbogenenden gelegenen Thymusleiste.

17. Die früheste Differenzierung der Pseudobranchie tritt im Stadium 1 der Anheftungsphase an der dorsalen Wand der ersten Visceralspalte in Erscheinung. Sie war MAURER (1884), der den frühen Einbau dieses Organes in die Schädelbasis beim Hecht beobachtet hat, noch nicht bekannt.

18. Die für *Esox lucius* charakteristischen, paarigen Haftorgane stellen ektodermale, nur aus der Deckschicht hervorgehende Drüsenorgane dar, (ein Bildungstyp, den JONES cit. nach ILG, 1952 nur für die Anuren zutreffend hält). Die Sinnesschicht bleibt daran unbeteiligt. Damit erhält die von LIEBERKIND vertretene Ansicht,

dass die Anamnierhaftorgane konvergente Bildungen polyphyletischer Entstehung seien, eine Stütze. Das zu hohen Falten aufgeworfene Epithel setzt sich fast ausschliesslich aus kolbenförmigen bis kubischen Zylinderzellen merokriner Natur zusammen, die offensichtlich das Haftsekret hervorbringen. Sie färben sich nicht mit Mucicarmin. Relativ selten, besonders an den lateralen Rändern der Drüsenpolster treten auch schleimbildende, mit Mucicarmin färbbare Becherzellen auf, von derselben Art, wie sie für die normale Epidermis typisch sind. Kugelige Vakuolen verschiedener Grösse können zuweilen unregelmässig im Gewebe der Haftdrüsen zerstreut sein. Oft können sie auch fehlen. Sie gleichen in Bau, Inhalt und Färbung jenen dotterhaltigen Vakuolen, die schon in den frühesten, embryonalen Stadien überall im Keim zu finden sind (besonders an Orten der Neubildung und des Wachstums wie z. B. im Dotterentoderm unter der Wachstumszone des Schwanzes).

19. Während der letzten Stadien der Anheftungsphase und den ersten Stadien der freien Phase treten eigentümliche „Blasenzellen“ in der durch besondere Intensität des Wachstums und der Differenzierung ausgezeichneten, medialen Zone der Bauchhaut auf, die am ehesten serösen Drüsenzellen des ersten von RABL (1931) beschriebenen Typus gleichzusetzen sind und — in niederer Epidermis vorkommend — analog den Kolbenzellen evtl. auch zur Festigung der Haut beitragen.

20. Die Schuppenbildung setzt zu einem relativ sehr späten Zeitpunkt ein.

21. Einzellige, die Eikapsel abbauende Fermentdrüsen der embryonalen Epidermis, wie sie WINTREBERT (1912) für *Salmo irideus* und *Carassius auratus* nachgewiesen hat, kommen beim Hecht nicht vor.

22. Anhand von 29 Linearmassen wurde versucht, das Wachstum und die während der Ontogenese auftretenden, zum Adultzustand überführenden Formveränderungen biometrisch zu erfassen. Es lassen sich vier besonders charakteristische Wachstumsstadien feststellen, die mit dem Stadium 3 der Anheftungsphase bzw. dem Stadium I, II, IV der freien Phase zusammenfallen. Es konnte ermittelt werden, dass mit dem Stadium IV der freien Phase fast allen Teilstrecken ein isometrisches Wachstum zukommt. Dieser

Befund berechtigt zu der Annahme, dass mit diesem Stadium der Adultzustand, der bei unserer Definition nicht mit der Geschlechtsreife zusammenfällt, annähernd erreicht ist.

LITERATURVERZEICHNIS

- ANDERS, H. E. 1925. *Die Genese der angeborenen Stenosen und Atresien des menschlichen Darmkanals im Lichte der vergleichenden Entwicklungsgeschichte*. Erg. d. Anat. u. Entw.-geschichte 26: 343-462.
- AUBERT, H. 1854. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische*. Zschr. wiss. Zool. 5.
- 1856. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische*. Zschr. wiss. Zool. 7.
- BALFOUR, FR. M. 1881. *Handbuch der vergleichenden Embryologie*, übers. v. B. Vetter. 2 Bd., Jena.
- BARTH. 1868. *Beitrag zur Entwicklung der Darmwand*. Wiener Sitz.-ber., Bd. 8, II. Abtlg. (cit. nach Güntert, 1938).
- BERTALANFFY, L. v. 1951. *Theoretische Biologie*, II. Bd., Bern.
- BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH. 1931. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Bd. I, II, III, IV.
- BRACHET, A. 1935. *Traité d'embryologie des vertébrés*. Paris.
- EBERL-ROTHE, G. 1952. *Ueber die Entwicklung der Darmschleimhaut des Karpfens*. Zschr. mikrosk. anat. Forschg. 59: 364-384.
- EDINGER, L. 1877. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres* XIII: 651-692.
- EGOUNOFF, S. 1907. *Développement histologique du tube digestif de la truite*. Revue suisse 15: 19-74.
- EINSELE, W. 1948. *Wachstum und Futterverbrauch des Hechtes*. Oesterreichs Fischerei, 1. Jhg., 1: 7-11.
- 1953. *Seen, Flüsse, Stau- und Teiche erhielten Hechtbesatz*. Sonderdruck Oesterreichs Fischerei, 6. Jhg., 33-37.
- FROLIEN, A. 1906. *Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere*. i. Handbuch der vergl. u. exp. Entw.-gesch. d. Wirbelt. v. O. Hertwig, 2. Bd., 2. Teil, p. 173.
- GEIGY, R. und A. PORTMANN. 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsvorgänge*. Natw. 29: 734-743.
- GEGENBAUR, C. 1901. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen*, Bd. 2.
- GENSCH, Hugo. 1882. *Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische*. Diss. Königsberg, 1-29.
- GÖPPERT, E. 1893. *Die Entwicklung des Pancreas der Teleostier*. Morphol. Jhb., 20: 90-111.

- GRIEB, A. W. 1932-33. *Zur Frage von der Entstehung des Kiemendarmes bei Teleostei*. Zool. Jhb., Abtlg. Anat. u. Ontog. d. Tiere Bd. 56, 1: 37-53.
- GÜNTERT, H. 1938. *Ueber die Entwicklung der Schleimhautfalten des Darmes von Salmo irideus Gibb.* Sitz.-ber. d. Akad. Wiss. Wien, 147, 1: 1-29.
- HALLER, B. 1898. *Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane*. Morphol. Jhb. 25: 31-114.
- HOPKE, W. 1931. *Das Wachstum des Junghechtes*. Mitteilg. d. Fisch.-vereins Ost.
- HARDER, W. 1953. *Zum Formwachstum des Herings*. Zschr. Morph. u. Oekol., 42: 209-224.
- HENNEGUY, F. 1888. *Recherches sur le développement des poissons osseux (Embryogénie de la truite)*. Journal de l'Anat. et de la Physiol., 24^e année, I. Teil, pp. 413-502.
- HERTWIG, O. 1906. *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. 1, 2, 3.
— 1915. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere*. Jena.
- ILG, L. 1952. *Ueber larvale Haftorgane bei Teleosteern*. Zool. Jhb. Abtg. Anat. u. Ontog., 72: 577-600.
- JABLONOWSKI, J. 1899. *Ueber die Bildung des Medullarstranges beim Hecht*. Abhdlg. u. Ber. d. Zool. Museums zu Dresden, Festschrift A. B. Meyer 7: 1-18.
- JACOBSHAGEN, E. 1911-1915. *Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer*. Jen. Zschr. f. Natw. 47: 529-568, t. 1; 49: 373-810, t. 2; 53: 445-556, t. 3.
- KEHRLI, U. 1934. *Contribution à l'étude tératologique du brochet (Esox lucius)*. Thèse, Neuchâtel, 1-34.
- KLUST, G. 1939/40. *Ueber Entwicklung, Bau und Funktion des Darmes beim Karpfen*. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 39/40: 88-173 u. 498-536.
- KOPSCH, Fr. 1898. *Die Entwicklung der äusseren Form des Forellen-embryo*. Arch. f. mikr. Anat., 51: 181-213.
— 1900. *Homologie und phylogenetische Bedeutung der Kupfferschen Blase*. Anat. Anz. 17: 497-509.
- KORSCHOLT und HEIDER. 1936. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere*, Bd. 1 u. 2. Jena.
- KRAUSE, R. 1923. *Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere*. IV. Teleostier, pp. 610-682.
- KRYSANOWSKI, S. G. 1934. *Die Atmungsorgane der Fischlarven*. Zool. Jhb., Abtg. Anat. u. Ontog. 58: 21-60.
— 1934. *Die Pseudobranchie*. Ibid., pp. 171-236.
- KUPFFER, C. v. 1884. *Die Gastrulation an meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs*. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtg., pp. 1-40.

- LAGUESSE, E. G. 1890. *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons*. Thèse, Paris, pp. 1-136.
- LEREBOULLET, D. A. 1854. *Résumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse*. Ann. Sci. Nat. (Zool.), IV^e sér., 1: 237-289.; 2: 39-80.
- 1862. *Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse*. Mémoires savants étrangers Akad. Sci. Paris, 17: 447-805.
- LIEBERKIND, A. 1937. *Vergleichende Studien über die Morphologie und Histogenese der larvalen Haftorgane bei den Amphibien*. Diss., Kopenhagen, 1-180.
- LINDROTH, A. 1946. *Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht*. Mittlg. Anstalt f. Binnenfisch. Drottningholm, Stockholm, pp. 1-174.
- MAURER, F. 1884. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische*. Morphol. Jhb., 9: 229-251.
- 1886. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier*. Ibid., 11: 129-175.
- 1888. *Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern*. Ibid., 14: 175-222.
- MAYENNE, V. A. 1925. *Zur Frage des Wachstums des Hechtes*. Allg. Fisch.-ztg., Jhg. 50, Nr. 20.
- MULLEM, P. J. v. und W. VERWOORT. 1953. *Two promising histological technics especially for chitinous and yolk containing material*. Proc. Nederl. Akad. v. Wetenschappen, Ser. C, 56.
- NAWRATIL, O. 1954. *Zur Biologie des Hechtes im Neusiedlersee und im Attersee (mit Berücksichtigung der Wachstumsgeschwindigkeiten)*. Oesterreich. Zool. Zschr. 4: 489-530.
- OPPEL, A. 1896-1900. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie*, Bd. I, II, III. Jena.
- PALMGREN, A. 1954. *Tape for microsectioning of very large hard or brittle specimens*. Nature, 174.
- PATZELT, V. 1882. *Ueber die Entwicklung der Dickdarmschleimhaut*. Sitzber. Wien, Bd. 86, Abtg. III (cit. n. GÜNTERT, 1938).
- PETER, K. 1947. *Grundlagen einer funktionellen Embryologie*. Leipzig.
- PETERSEN, H. 1908. *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes*. Diss., Jena (cit. n. GÜNTERT, 1938).
- PORTMANN, A. und G. METZNER. 1929. *Die Verbindung von Leber und Dottersack bei Teleostierlarven*. Verhdlg. d. Naturf. Ges. Basel, Bd. XL, 2. Teil, pp. 271-279.
- REICHERT, K. B. 1856. *Ueber die Mikropyle der Fischeier*... Müllers Arch. Anat. Physiol.
- 1856. *Ueber... und die sogenannten Rotationen des Dotters im befruchteten Hechtei*. Ibid.
- 1857. *Der Nahrungsdotter des Hechteies — eine kontraktile Substanz*. Ibid., pp. 46-51.

- REINKE, W. 1937. *Zur Ontogenie und Anatomie des Geruchsorgans der Knochenfische*. Zschr. Anat. u. Entw.-gesch. 106: 600-624.
- ROMEIS, B. 1948. *Mikroskopische Technik*. München.
- ROSENBERG, A. 1867. *Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierneiere*. Diss., Dorpat, 1-75.
- ROTHLIN, E. 1932. *Ein Narkotikum für Kaltblüter*. Schweiz. Med. Wochenschr., 62.
- SCHÄPERCLAUS. 1933. *Lehrbuch der Teichwirtschaft*.
- SCHINDLER, O. 1934. *Ueber die Brut von vier einheimischen Süßwasserfischen (Aesche, Hecht, Flussbarsch, Karpfen)*. Allg. Fisch.-ztg., Bd. 59, 20: 305-319.
- 1935. *Zur Biologie der Larven von Barsch und Hecht*. Zool. Anz., 8. Suppl.-bd., pp. 141-149.
- 1946. *Einiges über die Lebensgewohnheiten und Zucht des Hechtes*. Allg. Fisch.-ztg., 7, 8, 9, 10 (nicht erhältlich).
- SCHMIDT, W. 1915. *Ueber den Darmkanal von Lophius piscatorius L. (Ein Beitrag zur Histogenese der Magendrüsen der Fische)*. Jen. Zschr. f. Natw., Bd. 53 (cit. n. GÜNTERT, 1938).
- SCHWARZ, D. 1889. *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere*. Zschr. f. wiss. Zool., Bd. 48, auch Diss., Strassburg, pp. 191-223.
- SEWERTZOFF, A. N. 1934. *Evolution der Bauchflosse der Fische*. Zool. Jhb. Abtg. Anat. u. Ontog., 58, 1: 414-500.
- SMALLWOOD, W. M. and M. L. SMALLWOOD. 1931. *The development of the carp*. I. Teil: *The larval life of the carp, with special reference to the development of the intestinal canal*. J.-Morphol., Vol. 52; II. Teil: *The development of the liver, pancreas, the islands of Langerhans and the spleen*. Ibid. Vol. 55 (1933/34) pp. 15-28.
- SPRENGER, K. 1945. *Biologische Studien an Brustflossen junger Bachforellen (S. fario)*. Diss., Basel, pp. 421-504.
- STEINMANN, P. 1936. *Die Fische der Schweiz*. Aarau.
- STÖHR, Ph. 1882. *Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Teleostier*. Festschrift d. med. Fak. Würzburg, II: 73-93.
- 1893. *Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle*. Anat. Anz., 8. Jhg., 5: 205-208.
- SWIRSKI, G. 1880. *Untersuchung über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechtes*. Diss., Dorpat, pp. 1-60.
- TRUMAN. 1869. *Observations on the development of the ovum of the pike*. Monthly microsc. Journ., II: 185-204.
- VOIGT, J. 1898. *Zur Entwicklung der Darmschleimhaut*. Nachr. v. d. kg. Ges. d. Wiss. Göttingen, mathem.-naturw. Kl. (cit. n. GÜNTERT, 1938).

- WALTHER, J. 1883. *Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes*. Jen. Zschr. f. Med., XVI: 59-87.
- WETZEL, A. 1931. *Paraffineinbettung über Terpeneol oder Methylbenzoat unter Vermeidung von abs. Alkohol und Benzol (Xylol, Chloroform) für schwer schneidbare Objekte*. Zschr. wiss. Mikrosk., 48.
- WIEDERSHEIM, R. 1906. *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Jena.
- WILLER, A. 1924. *Die Nahrungstiere der Fische*. Handbuch d. Binnenfisch. M.-E. 1: 145-230.
- 1928. *Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen*. Zschr. II, IV, Fischerei, 26.
- 1933. *Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen*, VI. Ibid., 31.
- WINTREBERT, P. 1912. *Le mécanisme de l'éclosion chez la Truite arc-en-ciel*. C. R. Soc. d. Biol., Bd. 64, 1: 724-727.
- 1912. *Le déterminisme de l'éclosion chez le Cyprin doré (Carassius auratus)*. Ibid., Bd. 64, 2.
- WUNDER, W. 1935. *Das Verhalten von Knochenfischen beim Ausschlüpfen aus dem Ei und in den ersten Lebenstagen*. Zool. Anz., 8. Suppl. bd., pp. 61-65.
- 1936. *Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas*. Stuttg.
- WUNDSCH, H. 1931. *Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Fische*. Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels d. landw. Nutztiere, 3. Bd. (cit. n. KLUST, 1939/40).
- WURMBACH, H. 1951. *Ueber Wachstum und Altern der Fische*. Zschr. f. Altersfg. 5: 277-293.
- ZIEGLER, H. E. 1882. *Die embryonale Entwicklung von Salmo salar*. Diss., Freiburg (Brg).
- 1887. *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen*. Arch. f. mikr. Anat., 30: 596-687.
- 1894. Anat. Anz., Erg.-h. 9: 90.
- 1902. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere*. Jena.
-

CURRICULUM VITAE

Ich, *Margarethe*, Ida, Therese Gühr bin die zweite Tochter des Oberforstmeisters Joseph Gühr und seiner Ehefrau Elisabeth geb. Lünne-
mann in Konstanz am Bodensee. Ich bin am 21.II.1927 in Karlsruhe
i. Baden geboren und besitze die deutsche Staatsangehörigkeit. Von
1940-1947 besuchte ich die Oberrealschule in Neustadt i. Schwarzwald,
an der ich im Sommer 1947 die Reifeprüfung ablegte. Im Wintersemester
1947 begann ich mein Studium an der Albert-Ludwigs-Universität
Freiburg i. Breisgau. Ich besuchte die Vorlesungen der Dozenten
Koehler und Lüttke für Zoologie, für Botanik die der Dozenten Oehlkers,
Marquardt, Harte, Pohl und Beuttel und für Geologie-Palaeontologie
die der Dozenten Pfannenstiel und Tobien bis einschliesslich Winter-
semester 1949/50. Im Sommersemester 1950 setzte ich mein Studium
an der Universität in Basel fort. Ich hörte bei den Herren Professoren
Dr. Portmann, Geigy, Handschin, Lüscher, Nüesch in Zoologie, Geiger-
Huber in Botanik, Vonderschmitt und Reichel in Geologie-Palaeontologie
und Tomcsik in Bakteriologie-Hygiene. Unter der Leitung von Herrn
Professor Dr. Rudolf Geigy ist vorliegende Dissertation entstanden.

